



Maisteritutkielma maantieteessä  
Luonnonmaantiede

**TUNDRAN JA SEN KASVILLISUUSTYYPPIEN HIILIDIOKSIDIVOITA SELITTÄVÄT  
TEKIJÄT**

Helena Rautakoski

2021

Ohjaajat:  
Miska Luoto  
Anna-Maria Virkkala

HELSINGIN YLIOPISTO  
MAANTIETEEN MAISTERIOHJELMA  
MATEMAATTIS-LUONNONTIETEELLINEN TIEDEKUNTA



Tiedekunta – Fakultet – Faculty		Osasto – Institution – Department
Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta		Geotieteiden ja maantieteen osasto
Tekijä – Författare – Author		
Helena Rautakoski		
Tutkielman otsikko – Avhandlingens titel – Title of thesis		
Tundran ja sen kasvillisuustyyppien hiilidioksidivoita selittävät tekijät		
Koulutusohjelma ja opintosuunta – Utbildningsprogram och studieriktning – Programme and study track		
Maantieteen maisteriohjelma, luonnonmaantiede		
Tutkielman taso – Avhandlingens nivå – Level of the thesis	Aika – Datum – Date	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages
Pro gradu -tutkielma	Helmikuu 2021	71
Tiivistelmä/referat - abstract		
<p>Ilmaston lämmetessä arktisten ekosysteemien olosuhteissa ja kasvillisuuden koostumuksessa ennakoitaan tapahtuvan muutoksia, jotka vaikuttavat yksittäisten ympäristöjen ja koko arktisen alueen hiilen kiertoon. Kasvillisuuden koostumuksessa tapahtuvat muutokset vaikuttavat ekosysteemien kykyyn sitoa hiiltä, mutta pensastumisen kaltaisilla kasvillisuuden määrän ja koostumuksen muutoksilla voi olla myös maaperän hiileen liittyviä takaisinkytkentöjä. Tundraympäristöjen hiilenkierrossa tapahtuvien muutosten ennakoimiseksi on ymmärrettävä, miten eri tekijät säätelevät hiilidioksidivoita olosuhteiltaan ja kasvillisuuden koostumukseltaan heterogeenisen tundran eri osissa. Nivaatioiden muodostamalla ympäristögradieniteilla kerätystä aineistosta tutkittiin, miten vuot vaihtelevat, ja mitkä eri mikroilmasto-, kasvillisuus- ja maaperämuuttujat ovat yhteydessä hiilidioksidivoihin tundralla ja sen kasvillisuustyyppissä kasvukauden aikana. Ekosysteemirespiraation (ER) vaihtelu oli perustuotantoa (GPP) pienempää, ja nettoekosysteemivaihto (NEE) kasvoi (hiilidioksidin nettonielu) GPP:n kasvaessa. Hiilidioksidin nettosidonta oli suurinta pystyvarvikossa muita kasvillisuustyyppijä suuremmasta ER:stä huolimatta, ja pienintä pienen kasvipeitteen karukoissa, jotka olivat pienestä GPP:stä huolimatta pääosin hiilidioksidin nettonieluja.</p> <p>Kasvillisuuden määrä oli tärkeä GPP:n ja NEE:n vaihtelua selittänyt tekijä koko aineistossa ja kasvillisuustyyppissä. Kasvillisuuden määrä selitti ilmalämpötilan ja maaperän kosteuden ohella myös ER:n vaihtelua koko aineistossa ja eri kosteus- sekä lämpöolosuhteet kasvillisuuden määrän ohella kasvillisuustyyppissä. Mikroilmasto-olosuhteet auttoivat selittämään NEE:n vaihtelua koko aineistossa, karukossa ja maanmyötäisessä varvikossa ilmalämpöolosuhteiden ollessa kosteutta ja maaperän lämpötilaa tärkeämpiä NEE:tä selittäviä tekijöitä karukkoa lukuun ottamatta. Ilmalämpötila oli muita kasvillisuustyyppijä voimakkaammin yhteydessä suurempaan GPP:hen ja ER:ään pystyvarvikoissa, ja ilmalämpötila oli pystyvarvikoissa kasvillisuuden määrää tärkeämpi ER:n vaihtelua selittävä tekijä. Maaperän lämpötila ei ollut koko aineistossa tai varvikkotyyppissä yhteydessä suurempaan ER:ään. Karukoissa maaperän lämpötilan ER:ää ja hiilidioksidin nettolähdettä lisäävä vaikutus kasvoi kosteuden kasvaessa. Orgaanisen kerroksen paksuus oli heikossa yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettolähteeseen niittyjä lukuun ottamatta ja maaperän pH selitti voien vaihtelua osin kasvillisuuden määrän kautta.</p> <p>Hiilidioksidivoita vaikuttaa säätelevän tundralla ja sen kasvillisuustyyppissä ensisijaisesti kasvillisuuden määrä ja toissijaisena mikroilmasto-olosuhteet, joista erityisesti ilmalämpötila ja kosteusolosuhteet vaikuttavat olevan yhteydessä ER:ään. Maaperän lämpötilan hajotustoimintaa lisäävä vaikutus on voinut olla pieni suhteessa autotrofiseen respirationiin, eikä ole siksi ollut havaittavissa positiivisena vasteena ER:n ja maaperän lämpötilan välillä koko aineistossa ja varvikkotyyppissä. Kuivuus ja varjostuksen takia alhainen maaperän lämpötila varvikkotyyppissä ovat voineet hidastaa hajotustoimintaa, heikentää sen lämpötilariippuvuutta ja pienentää heterotrofisen respirationin osuutta ER:stä. Tulokset viittaavat lisääntyvän kasvillisuuden määrän ja kasvillisuuden korkeuskasvun voimistavan hiilen sidontaa tundraekosysteemeissä riippumatta kasvillisuustyyppistä. Varpukasvillisuuden lisääntymisen maaperän lämpötilaa laskeva vaikutus ja mahdollinen kuivuuden lisääntyminen esimerkiksi kasvukauden pidentymisen seurauksena voivat hidastaa hajotustoimintaa ja vahvistaa tundran hiilidioksidin nettonielua kasvukauden aikana. Kasvillisuuden määrän, mikroilmaston ja maaperän ominaisuuksien vaihteleva kyky selittää voien vaihtelua eri kasvillisuustyyppissä voi viitata eri kasvillisuustyyppien hiilidioksidivoiden olevan herkkiä eri ympäristötekijöiden muutoksille. Tulokset korostavat siten kasvillisuustyyppin ja kasvillisuuden koostumuksen huomioinnin merkitystä tundran hiilidioksidivoissa tapahtuvia muutoksia ennakoitaessa. Myös hajotustoimintaa rajoittavien tekijöiden merkitys tundran hiilidioksidivoiden muutoksissa voi olla keskeinen. Hajotustoimintaa rajoittavat tekijät voivat määrittää sitä, missä ympäristöissä kasvillisuuden tuottoisuuden kasvu kasvattaa hiilidioksidin nettonielua, ja missä hiilidioksidin nettonielu pienenee tai ympäristö muuttuu hiilidioksidin nettolähteeksi.</p>		
Avainsanat – Nyckelord – Keywords		
Nettoekosysteemivaihto, GPP, ekosysteemirespiraatio, mikroilmasto, kasvillisuus, ilmaston muutos		
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited		
Helsingin yliopiston E-thesis/HELDA		
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information		



Tiedekunta – Fakultet – Faculty		Osasto – Institution – Department	
Faculty of Science		Department of Geosciences and Geography	
Tekijä – Författare – Author			
Helena Rautakoski			
Tutkielman otsikko – Avhandlingens titel – Title of thesis			
Drivers of CO <sub>2</sub> fluxes in the tundra and within four tundra vegetation types			
Koulutusohjelma ja opintosuunta – Utbildningsprogram och studieinriktning – Programme and study track			
Master's programme in geography, physical geography			
Tutkielman taso – Avhandlingens nivå – Level of the thesis	Aika – Datum – Date	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages	
Master's thesis	February 2021	71	
Tiivistelmä/referat - Abstract			
<p>As the climate warms tundra ecosystems will face changes that have an impact on their carbon cycle. Arctic tundra is already experiencing changes in plant species composition and distribution, and vegetation height expected to increase. Vegetation shifts such as shrubification can increase carbon uptake from the atmosphere to the tundra ecosystems but changes in soil microclimate and plant-microbe interactions related to vegetation shifts can also create feedbacks that increase carbon losses from the ecosystems to the atmosphere. To better understand changes in tundra carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) fluxes related to climate change and vegetation shifts, it's crucial to understand the factors controlling CO<sub>2</sub> fluxes in the tundra in general and in the tundra environments that differ in their vegetation composition. We used environmental gradients created by late-lying snowbanks to collect the data and we used modelling to understand the factors controlling CO<sub>2</sub> fluxes in the tundra and within four different vegetation types during the growing season. The vegetation types included in the study were barrens, meadow-like environments, prostrate shrub tundra (heat) and erect shrub tundra (shrub).</p> <p>Gross primary production (GPP) and ecosystem respiration (ER) were the highest in shrub plots, smaller in the heat and in meadow-like environments and the smallest in barrens. Net CO<sub>2</sub> sink increased with vegetation cover and GPP, but also barrens with little vegetation were still mostly net CO<sub>2</sub> sinks during the growing season due to low ER. The amount of vegetation measured in vegetation height and cover well explained the variation in GPP and net ecosystem exchange (NEE) in the whole data and within vegetation types. ER was also related to the amount of vegetation but was more affected by microclimate, mainly air temperature and soil moisture, than GPP and NEE. In shrub plots, variation in ER was explained by air temperature more than by vegetation cover or height. Microclimate variables were not important in explaining variation in GPP in the whole data or within vegetation types but air temperature in heath and in the whole data and soil temperature and soil moisture in barrens helped to explain variation in NEE. In the whole data, heat and shrub plots soil temperature was not related to higher ER. Depth of organic layer explained some variation in NEE and ER in the whole data and some variation in NEE in some of the vegetation types. Soil pH was not an important factor explaining CO<sub>2</sub> fluxes, but it was related to vegetation type and vegetation distribution especially in the whole data.</p> <p>The main factor controlling CO<sub>2</sub> fluxes in the tundra and within different vegetation types seemed to be the amount of vegetation. Air temperature and soil moisture help to explain the variation especially in ER. The ability of vegetation parameters to explain variation in ER may be partly because of a relatively small amount of heterotrophic respiration compared to autotrophic respiration in the system or because of a positive link between the amount of vegetation and the amount of decomposition. Drought during the field campaigns may have limited decomposition and decreased temperature sensitivity of decomposition which may partly explain the insensitivity of ER to soil temperature. In heat and in shrub plots the shading effect of vegetation lowered soil temperature and may have slowed decomposition. As the ability of vegetation, microclimate and soil variables to explain variation in CO<sub>2</sub> fluxes differed between vegetation types, CO<sub>2</sub> fluxes of different vegetation types may respond to changes in the tundra environment differently. The results imply that the effect of vegetation composition should be considered when estimating how tundra ecosystem CO<sub>2</sub> fluxes will respond to climate change. Similarly, the role of factors controlling decomposition, such as drought and shading effect of shrub vegetation, may be important in determining the future carbon balance of the tundra.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords			
Net ecosystem exchange, ecosystem respiration, GPP, microclimate, vegetation, climate change			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
University of Helsinki electronic theses library E-thesis/HELDA			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

## Sisällysluettelo

1. Johdanto .....	2
2. Teoreettinen tausta .....	5
2.1 Hiilidioksidivuot ja hiilenkierto .....	5
2.2 Hiilidioksidivoita säätelevät tekijät tundralla.....	7
2.3 Nivaatiot.....	11
3. Tutkimusasetelma .....	13
3.1 Tutkimusalue.....	13
3.2 Koeasetelma .....	14
4. Aineisto ja menetelmät.....	16
4.1 Hiilidioksidivuot .....	16
4.2 Ympäristömuuttujat .....	19
4.3 Analyysi .....	20
4.4 Mallinnus .....	22
5. Tulokset.....	26
5.1 Ympäristön olosuhteet .....	26
5.2 Hiilidioksidivuot.....	28
5.3 Selittävien muuttujien korrelaatio .....	29
5.4 Mallinnustulokset .....	30
6. Tulosten tarkastelu .....	37
6.1 Hiilidioksidivoiden vaihtelu.....	37
6.2 Tundran hiilidioksidivoita säätelevät tekijät .....	38
6.3 Hiilidioksidivoita säätelevät tekijät kasvillisuustypeissä.....	46
6.4 Tulosten luotettavuuteen vaikuttavat tekijät .....	55
7. Johtopäätökset.....	59
8. Kiitokset.....	62
9. Kirjallisuus .....	63
10. Liitteet.....	72

# 1. Johdanto

Arktinen alue lämpenee nopeasti ilmastonmuutoksen seurauksena (Hartmann et al., 2013), ja ilmaston lämmetessä sademäärissä, ikiroudan paksuudessa, kasvillisuuden koostumuksessa ja muissa arktisten ympäristöjen olosuhteissa ja ominaispiirteissä tapahtuu muutoksia (Lawrence & Slater, 2005; Pearson et al., 2013; Landrum & Holland, 2020). Arktisen tundran ekosysteemien toiminnassa tapahtuvat muutokset voivat vaikuttaa erilaisten takaisinkytkentöjen kautta edelleen ilmastoon (Hinzman et al., 2013). Arktisen alueen maaperään on varastoituneena noin 30-50% kaikesta globaalisti maaperään varastoituneesta hiilestä, ja alue on merkittävä maaperän hiilen varasto (Tarnocai et al., 2009; Hugelius et al., 2014; Strauss et al., 2017). Ilmaston lämmetessä ja ikiroudan sulaessa osa maaperään varastoituneesta hiilestä altistuu tehokkaammalle hajotustoiminnalle, minkä seurauksena maaperään varastoitunutta hiiltä vapautuu ilmakehään (Davidson & Janssens, 2006; Schuur et al., 2008; McGuire et al., 2012). Samalla erilaiset häiriöt, kuten maastopalot, hyönteistuhot ja talvivauriot voivat laikuittaisesti heikentää ekosysteemien kykyä sitoa hiiltä (Treharne et al., 2020). Hiilen sitoutumista vähentävät ja hiilen vapautumista lisäävät muutokset voivat muodostaa positiivisen takaisinkytkennän, joka edelleen kiihdyttää ilmastonmuutosta. Samaan aikaan kasvukauden pidentyminen, lämpötilojen nousu ja tehostuneessa hajotustoiminnassa vapautuvien ravinteiden määrän lisääntyminen voivat lisätä kasvillisuuden hiilensidontaa ja pidentää vuosittaista hiilensidontaan käytettävissä olevaa ajanjaksoa (Luo, 2007; Ernakovich et al., 2014; Jin et al., 2020). Se, ovatko arktiset maaekosysteemit tulevaisuudessa hiilidioksidin lähteitä vai nieluja määrittyy hiilen sidonnassa ja hiilen vapautumisessa tapahtuvien muutosten yhteisvaikutuksesta.

Jotta arktisten ekosysteemien hiilenkierrossa ja hiilidioksiditaseessa tapahtuvia muutoksia voidaan ennakoida, on ymmärrettävä, mitkä eri tekijät säätelevät hiilidioksiditaseen muodostavia hiilidioksidivoita; hiilen sidontaa (*perustuotanto*, GPP) sekä hiilen vapautumista maaperästä ja kasveista respiraatiassa (*ekosysteemirespiraatio*, ER) (Eckhardt et al., 2019). Hiilen sidontaan ja respiraation määrään vaikuttavat ympäristön olosuhteet, kuten lämpötila ja kosteus sekä kasvillisuuden määrä ja ominaisuudet (Davidson & Janssens, 2006; Oberbauer et al., 2007; Sørensen et al., 2019). Kasvillisuuden rooli hiilidioksiditaseen säätelijänä on tärkeä, koska kasvillisuuden ominaisuudet vaikuttavat suoraan hiilensidontaan sekä välillisesti hajotustoimintaan maaperässä esimerkiksi karikkeen ominaisuuksien ja varjostuksen kautta (Lafleur & Humphreys, 2018; Strimbeck, Graae, Lang, & Sørensen, 2019). Kasvillisuuden koostumus ja olosuhteet vaihtelevat tundraympäristöissä muun muassa vaihtelevan topografian seurauksena synnyttäen hiilidioksidivoiltaan ja hiilitaseiltaan erilaisia pienympäristöjä (Treat et al., 2018; Wang et al., 2019).

Hiilidioksidivoiden pienipiirteisen vaihtelun taustalla olevia tekijöitä ja kasvillisuuden koostumuksen roolia siinä tunnetaan huonosti (Virkkala et al., 2018; Sørensen et al., 2019). Ilmastomuutoksen seurauksena kasviyhteisöjen koostumuksessa ja kasvillisuustyyppien levinneisyydessä tapahtuu muutoksia, jotka vaikuttavat koko arktisen tundran ja sen yksittäisten ympäristöjen hiilidioksiditaseeseen (Strimbeck et al., 2019). Kasvillisuuden korkeuden ennakoidaan kasvavan ja tundran pensaistuu eli varpu- ja pensaskasvien määrä lisääntyy (Myers-Smith et al., 2011; Bjorkman et al., 2018), millä voi olla hiilen sidonnassa tapahtuvien muutosten lisäksi maaperän hiileen liittyviä takaisinkytkentöjä (Sørensen et al., 2018; Vowles & Björk, 2018). Kasvillisuudeltaan ja olosuhteiltaan heterogeenisen tundran sisällä erilaiset ympäristöt voivat reagoida muutoksiin eri tavoin ja erisuuntaiset hiilidioksiditaseen muutokset erilaisissa ympäristöissä voivat osin puskuroida toistensa vaikutuksia (Post et al., 2009). Jotta ymmärretään, miten ilmastossa ja kasvillisuuden koostumuksessa tapahtuvat muutokset vaikuttavat arktisen tundran hiilidioksiditaseeseen, on tärkeää ymmärtää, mitkä tekijät säätelevät hiilidioksidivoita laajemmin koko tundralla ja toisaalta sen kasvillisuudeltaan erilaisissa ympäristöissä. Tundra määritellään työssä arktisille ja sub-arktisille alueille tyypillisenä kasvillisuudeltaan vaihtelevana puuttomana ympäristönä, jossa kasvillisuuden jakautumista säätelevät kasvukaudella vallitsevien olosuhteiden lisäksi talven olosuhteet, kuten lumen paksuus (Niittynen et al., 2020). Keskiössä on tundran hiilidioksidivoiden taustalla olevien tekijöiden ymmärtäminen sekä yleisesti tundraympäristössä että sen erilaisissa kasvillisuustyypeissä kasvukauden aikana.

Tutkimus vastaa seuraaviin kysymyksiin:

1. Miten vuot vaihtelevalla tundralla ja sen eri kasvillisuustyypeissä?
2. Miten eri mikroilmasto-, kasvillisuus- ja maaperämuuttajat selittävät hiilidioksidivoiden vaihtelua tundralla?
3. Miten eri mikroilmasto-, kasvillisuus- ja maaperämuuttajat selittävät hiilidioksidivoiden vaihtelua tundran kasvillisuustyypeissä?

*Taulukko 1: Käytetyt lyhenteet ja niiden suomennokset.*

Lyhenne	Käsite englanniksi	Suomennos
GPP	Gross primary production	Perustuotanto
ER	Ecosystem respiration	Ekosysteemirespiraatio
NEE	Net ecosystem exchange	Nettoekosysteemivaihto
PAR	Photosynthetically active radiation	Fotosynteettisesti aktiivinen säteily
PPFD	Photosynthetic photon flux density	Fotosynteettisesti aktiivisten fotoneiden tiheys
FGCC	Fractional green canopy cover	Vihreä peittävyys
BIC	Bayesian information criteria	Bayesilainen informaatiokriteeri
AIC	Akaike's information criteria	Akaiken informaatiokriteeri
REML	Restricted maximum likelihood	Rajoitettu suurimman uskottavuuden estimaatti
ML	Maximum likelihood	Suurimman uskottavuuden estimaatti
$R^2_m$	Marginal coefficient of determination	Marginaalinen selityskyky
$R^2_c$	Conditional coefficient of determination	Kokonaisselityskyky
NDVI	Normalized difference vegetation index	Normalisoitu kasvillisuusindeksi
LAI	Leaf area index	Lehtipinta-alaindeksi
SLA	Specific leaf area	Spesifinen lehtipinta-ala

## 2. Teoreettinen tausta

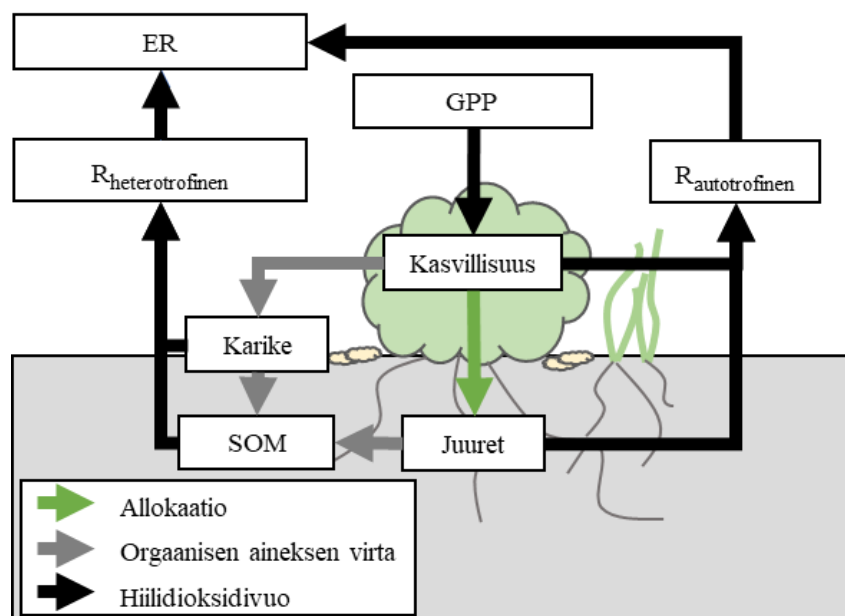
### 2.1 Hiilidioksidivuot ja hiilenkierto

Hiilidioksidivuoto on hiilen varastojen, kuten ilmakehän, kasvillisuuden ja maaperän välillä tapahtuvaa hiilidioksidin liikettä paikka- ja aikayksikköä kohden (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011). Fotosynteesi on yhteyttävien eliöiden ja kasvien viherhiukkasissa tapahtuva kemiallisten reaktioiden sarja, jossa valoenergiaa sidotaan kemialliseen ja varastoitavaan muotoon hiilihydraateiksi käyttäen vettä ja ilman hiilidioksidia (Laisk, Eichelmann, & Oja, 2006). Fotorespiraatio palauttaa osan sidotusta hiilestä ilmakehään yhteyttämisen prosessin aikana. Perustuotanto (*gross primary production*, GPP) on kasvillisuuden fotosynteesissä sitoman hiilen kokonaismäärä, kun fotorespiraatioissa vapautunut hiili on vähennetty todellisesta fotosynteesistä (Wohlfahrt & Gu, 2015). Kasvin yhteyttämisenopeuteen vaikuttavat suoraan yhteyttämisen tarvittavien resurssien kuten valon, hiilidioksidin ja veden saatavuus sekä yhteyttämisen kemiallisten prosessien toimintaan vaikuttavat tekijät, kuten lämpötila ja typen saatavuus (Chapin et al., 2011). Kasvit käyttävät yhteyttämistuotteita solujen energianlähteenä ja varastoivat osan niistä pidempiaikaisesti rakenteisiinsa. Soluhengityksessä hiilihydraatti muutetaan kemialliseksi energiaksi, jota kasvi käyttää elintoimintoihinsa, ja hiiliyhdisteen sisältämä hiili vapautuu ilmakehään hiilidioksidina. Kasvin soluhengityksen tuottamaa hiilidioksidivuota kutsutaan autotrofiseksi respiraatioksi (Chapin et al., 2011). Globaalilla tasolla autotrofinen respiraatio palauttaa ilmakehään noin puolet kasvillisuuden sitomasta hiilestä (Janzen, 2004).

Kasvillisuuden lisäksi hiiltä varastoituu maaperään, jossa kuollut orgaaninen aine altistuu hajotustoiminnalle. Maaperän orgaanista ainesta (*Soil organic matter*, SOM) muodostuu kuolleen orgaanisen aineksen, kuten karikkeen ja juurten eksohydatien eli juurten erittämien hiiliyhdisteiden hajotessa osittain maaperässä (Schmidt et al., 2011). Maaperään varastoituu hiiltä, jos kuolleen orgaanisen aineksen muodostumisnopeus on hajotustoimintaa suurempaa (Cotrufo et al., 2015). Kuolleen orgaanisen aineksen hajoamisnopeuteen vaikuttavat hajoamisprosessin alkuvaiheessa sen kemialliset ominaisuudet, mutta pitkällä aikavälillä kemiallista rakennetta paremmin maaperän orgaanisen aineksen varastoitumista maaperään selittävät ekosysteemin mikrobien hajotustoimintaa hidastavat ja hajotettavan aineksen saatavuutta rajoittavat tekijät (Schmidt et al., 2011; Lehmann & Kleber, 2015). Tällaisia ovat muun muassa lämpötila, kosteus, orgaanisen aineksen sijainti maaperän aggregaattien välissä ja sitoutuminen maaperän partikkeleihin. Maaperäeliöstön hengityksessä maaperän orgaaniseen aineeseen sitoutunutta hiiltä vapautuu ilmakehään hapellisissa olosuhteissa hiilidioksidina, mitä kutsutaan heterotrofiseksi respiraatioksi (Keenan & Williams, 2018).



Fotosynteesissä ekosysteemiin sitoutunutta hiiltä vapautuu siten sekä heterotrofisten eliöiden respiraatiassa, että kasvien maan ylä- ja alapuolisten osien autotrofisessa respiraatiassa (Kuva 1). Tätä ekosysteemin kokonaishengitystä kutsutaan ekosysteemirespiraatioksi (*Ecosystem respiration*, ER). Nettoekosysteemivaihto (*Net ecosystem exchange*, NEE) kertoo hiilen sidonnan ja ekosysteemirespiraation muodostamien erisuuntaisten hiilidioksidivoiden välisestä tasapainosta (Keenan & Williams, 2018). Pitkällä aikavälillä, kuten vuoden aikana ekosysteemiin sitoutuvan hiilen määrä suhteessa sieltä ekosysteemirespiraatiassa vapautuvan hiilen määrään kertoo ekosysteemin hiilidioksiditaseesta eli siitä, onko ekosysteemi hiilidioksidin nielu vai lähde (Heimann & Reichstein, 2008). Hiilen sidontaan ja ekosysteemirespiraatioon vaikuttavat tekijät, kuten lämpötila, kosteusolosuhteet ja kasvillisuuden määrä vaihtelevat alueellisesti luoden hiilidioksidivoiltaan ja hiilitaseiltaan erilaisia ympäristöjä arktisen tundran eri osiin ja yksittäisten ekosysteemien sisälle.



Kuva 1. Hiilidioksidivuot osana hiilen kiertoa tundraympäristössä. Hiili sitoutuu ekosysteemiin kasvien yhteyttäessä (perustuotanto, GPP). Kasvit allokoivat hiiliyhdisteitä rakenteisiinsa ja käyttävät sidottua hiiltä energianlähteenään. Soluhengityksessä vapautuu hiilidioksidia autotrofisessa respiraatiassa ( $R_{\text{autotrofinen}}$ ) kasvin maanpäällisistä osista ja juurista. Osa kasvien sitomasta hiilestä päätyy karikkeena tai mm. juuriyksydaatteina maaperään, jossa orgaaninen aines altistuu hajotustoiminnalle. Karikkeen ja osittain hajonneen orgaanisen aineksen (SOM) hajotustoiminnan seurauksena mikrobien soluhengityksessä vapautuu hiilidioksidia heterotrofisessa respiraatiassa ( $R_{\text{heterotrofinen}}$ ). Autotrofisen ja heterotrofisen respiraatio muodostavat ekosysteemirespiraation (ER), jossa ekosysteemiin sitoutunutta hiiltä vapautuu ilmakehään. Muokattu: López-Blanco et al. (2018)

## 2.2 Hiilidioksidivoita säätelevät tekijät tundralla

### 2.2.1 Maaperän kosteus

Maaperän kosteus vaihtelee arktisissa ympäristöissä spatiaalisesti muun muassa topografian, maaperän ominaisuuksien ja kasvillisuuden säätelemänä (Kemppinen, 2020). Maaperän kosteus on tärkeä hiilenkiertoon vaikuttava tekijä, koska kosteusolosuhteet vaikuttavat kasvillisuuden hiilenvaihtoon ja alueelliseen jakautumiseen sekä maaperäeliöstön kykyyn hajottaa orgaanista aineista (Sjögersten et al., 2006; Eckhardt et al., 2019). Maaperän kosteus vaikuttaa kasvien kykyyn sitoa hiiltä, koska hiilidioksidinotto ilmakehästä lehden ilmarakojen kautta tapahtuu samanaikaisesti transpiraation eli kasvista tapahtuvan haihdunnan kanssa (Farquhar & Sharkey, 1982). Koska kasvit säätelevät vesitasapainoaan ja hiilidioksidinottoaan samanaikaisesti, kuivuusstressiä seuraava haihdunnan rajoittaminen heikentää kasvin kykyä ottaa hiilidioksidia ilmakehästä yhteyttämistä varten (Jarvis & McNaughton, 1986). Kosteusolosuhteet vaikuttavat kasvillisuuden hiilenvaihtoon ja jakautumiseen maisemassa suoraan veden saatavuuden kautta, mutta myös epäsuorasti muun muassa ravinteisuuden kautta (Dagg & Lafleur, 2011). Hiilensidonta kasvaa usein kosteuden lisääntyessä, mutta kasvillisuuden tuottoisuuden aleneminen hyvin kosteissa ympäristöissä esimerkiksi typen vähyyden takia voi pienentää perustuotantoa (Dagg & Lafleur, 2011; Olivas et al., 2011).

Kasvillisuuden jakautumisen ja kasvien hiilidioksidinvaihdon lisäksi maaperän kosteus vaikuttaa hajottajaeliöstön toimintaan ja siten heterotrofisessa respiraatioissa vapautuvan hiilidioksidin määrään. Kosteusolosuhteet säätelevät hajotustoimintaan vaikuttavia tekijöitä, kuten maaperän hapekkuutta, ravinteisuutta ja hajotettavan aineksen saatavuutta maaperän huokosissa (Moyano, Manzoni, & Chenu, 2013). Maaperän kosteus vaikuttaa maaperän orgaaniseen ainekseen kohdistuvan hajotustoiminnan määrään unimodaalisesti eli hajotustoiminnan määrä vähenee maaperän kosteuden kasvaessa tai vähetessä optimaalista (Trumbore, 1997; Evgrafova et al., 2018). Kuivuus hidastaa hajotustoimintaa, koska mikrobien solun ulkopuolisten entsyymien pääsy orgaaniseen ainekseen heikkenee maaperän veden vähetessä (Davidson & Janssens, 2006). Kosteuden lisääntyminen kasvattaa maaperässä tapahtuvan hajotustoiminnan määrää, jos happea on maaperässä aerobiseen hajotustoimintaan riittävästi (Trumbore, 1997). Jos maaperä saturoituu vedellä, aerobinen hajotustoiminta käyttää maaperässä olevan hapen loppuun ja hajotustoiminta hidastuu (Walz, Knoblauch, Böhme, & Pfeiffer, 2017). Maaperän kosteuden kasvulla on siten lopulta hajotustoimintaa hidastava vaikutus, vaikka maaperän kosteuden lisääntyminen ilmassa hapekkaassa maaperässä toimiikin ensin hajotustoimintaa kiihdyttävänä tekijänä.

Topografialtaan heterogeenisella tundralla maaperän kosteusolosuhteiden alueellinen vaihtelu on tärkeä hiilidioksidivoiden alueellista vaihtelua luova tekijä, ja erot maaperän kosteusolosuhteissa voivat selittää hiilidioksidivoiden vaihtelua myös pienialaisilla alueilla (Sjögersten et al., 2006; Eckhardt et al., 2019). Maaperän kosteus ja muut ympäristön olosuhteet ovat kuitenkin kytköksissä toisiinsa, ja muodostavat kokonaisuuden, jossa useat kasvien hiilidioksidinvaihtoon ja hajotustoimintaan vaikuttavat tekijät vaikuttavat ympäristön hiilidioksidivoihin samanaikaisesti. Kosteusolosuhteiden tiedetään esimerkiksi vaikuttavan siihen, miten lämpötila vaikuttaa hajotustoiminnan nopeuteen (Shaver et al., 2006; Huemmrich et al., 2010). Samoin hiilensidontaa voi kosteissa ympäristöissä kosteuden sijaan rajoittaa myös esimerkiksi typen puute (Dagg & Lafleur, 2011; Olivas et al., 2011). Hiilidioksidivoita säätelevät aina kosteusolosuhteiden lisäksi myös muut hajotustoimintaan, orgaanisen aineksen muodostumiseen ja hiilen sidontaan vaikuttavat tekijät sekä niiden yhdysvaikutukset.

### **2.2.2 Lämpötila**

Useat hiilensidontaan liittyvät prosessit, kuten fotosynteesi ja kasvillisuuden kasvu ovat osin lämpötilan säätelemiä (Luo, 2007). Arktisissa ympäristöissä lämpötilan noustessa kasvillisuuden tuottavuus ja kyky sitoa hiiltä usein kasvavat, mikä näkyy voimakkaampana perustuotantona (Oberbauer et al., 2007; Sharp et al., 2013; Leffler, Klein, Oberbauer, & Welker, 2016). Lämpeneminen ei kuitenkaan lisää perustuotantoa, jos yhteyttämisen kasvua rajoittavat muut tekijät, kuten kuivuus tai ravinteiden saatavuus (Luo, 2007). Hiilensidonnan lisäksi lämpötila vaikuttaa autotrofisen respiraation määrään säätelemällä kasvin soluhengityksen nopeutta ja respiroivan biomassan määrää (Oberbauer et al., 2007; Chapin et al., 2011). Lämpötila vaikuttaa siten kasvien hiilenvaihtoon suoraan vaikuttamalla yhteyttämisen ja respiraation kemiallisten reaktioiden nopeuteen, sekä pidemmällä aikavälillä vaikuttamalla kasvillisuuden määrään ja sijoittumiseen maisemassa sen lämpöoloiltaan erilaisissa ympäristöissä.

Maaperän lämpötila vaikuttaa myös maaperässä tapahtuvan hajotustoiminnan ja siinä vapautuvan hiilidioksidin määrään. Lämpötila vaikuttaa hajotustoiminnan nopeuteen suoraan säätelemällä hajottajaeliöstön aktiivisuutta ja hajotusprosessissa käytettävien entsyymien toimintaa (Davidson & Janssens, 2006). Hajotustoiminta hidastuu lämpötilan laskiessa vähenevän mikrobi- ja entsyymiaktiivisuuden myötä (Mikan, Schimel, & Doyle, 2002). Lämpötilan vaikutus hajotustoiminnan nopeuteen on kuitenkin riippuvaista hajotettavan aineksen ominaisuuksista ja maaperässä vallitsevista muista olosuhteista (Davidson & Janssens, 2006). Lämpötilan vaikutus

hajotustoiminnan nopeuteen kasvaa hajotettavan aineksen rakenteen kompleksisuuden kasvaessa, ja lisäksi olosuhteet, kuten kuivuus ja hapen määrä vaikuttavat hajotustoiminnan lämpötilariippuvuuteen. Lämpötilan nousu voi esimerkiksi vaikuttaa hajotustoiminnassa vapautuvan hiilen ja hajottajaeliöstön aktiivisuuteen negatiivisesti, jos lämpötilan nousun lisäksi maaperä altistuu kuivuusstressille (Allison & Treseder, 2008). Yhdysvaikutukset eri olosuhteiden, kuten lämpö- ja kosteusolosuhteiden välillä vaikuttavat myös kasvien hiilenvaihtoon, ja lämpötilan nousun vaikutus ekosysteemin hiilitaseeseen voi olla erisuuntainen riippuen kosteusolosuhteista (Huemrich et al., 2010). Ekosysteemin hiilidioksidivoiden taustalla vaikuttavat siten samanaikaisesti useat kasvien ja maaperäeliöstön toimintaan vaikuttavat tekijät sekä niiden yhdysvaikutukset.

### **2.2.3 Maaperä**

Maaperästä heterotrofisessa respiraatioissa vapautuvan hiilidioksidin määrään vaikuttavat vallitsevien olosuhteiden, kuten lämpötilan ja kosteuden lisäksi maaperän ominaisuudet, kuten orgaanisen aineksen hajoamisaste ja kemiallinen koostumus (Lehmann & Kleber, 2015). Maaperän fysikaaliset ominaisuudet, kuten raekoko ja maaperän huokosten määrä vaikuttavat maaperään kykyyn pidättää vettä, joten maaperän ominaisuudet vaikuttavat epäsuorasti muun muassa maaperän kosteusolosuhteiden kautta hiilidioksidivoihin (Moyano et al., 2013). Maaperän kemialliset ominaisuudet, kuten pH vaikuttavat mikrobiston toimintaan ja hajotustoiminnan määrään säätelemällä muun muassa orgaanisen aineksen vesiliukoisuutta ja siten mikrobeille saatavilla olevan hajotettavan aineksen määrää (Whittinghill & Hobbie, 2012). Alhainen pH vähentää orgaanisen aineksen vesiliukoisuutta, mikä voi olla hajotustoimintaa hidastava tekijä alhaisen pH:n ympäristöissä (Whittinghill & Hobbie, 2011). Myös ravinteisuus vaikuttaa mikrobiston toimintaan, ja etenkin typen määrä on tundralla hajotustoimintaa ja heterotrofista respiraatiota säätelevä tekijä (Sistla, Asao, & Schimel, 2012). Typen puute rajoittaa solun ulkopuolisten hajotusentsyymien tuotantoa ja vaikeuttaa orgaanisen aineksen hajotusta (Sistla et al., 2012). Typen tai muun yksittäisen ravinteen määrän lisääntyminen ei kuitenkaan välttämättä vaikuta hajotustoimintaan (Nowinski et al., 2008; Hartley, Hopkins, Sommerkorn, & Wookey, 2010), ja hajotustoimintaa voivat rajoittaa muut tekijät, kuten epäsuotuisat hajotusolosuhteet tai orgaanisen aineksen määrä (Melle, Wallenstein, Darrouzet-Nardi, & Weintraub, 2015).

Maaperän ominaisuudet vaikuttavat hiilidioksidivoihin myös kasvillisuuden kautta. Maaperän fysikaaliset ominaisuudet vaikuttavat muun muassa maaperän kosteuteen, joka on lämpötilan ja valon ohella tärkeä kasvien toimintaa, spatiaalista jakautumista ja siten myös hiilen sidontaa säätelevä tekijä (Moyano et al., 2013). Maaperän kemialliset ominaisuudet ovat yhteydessä kasvillisuuden

jakautumiseen muun muassa pH:n kautta, joka vaikuttaa kasveille saatavilla olevien ravinteiden määrään (Walker et al., 2005). Kasveille tärkeiden ravinteiden saatavuus vähenee happamissa ( $\text{pH} < 5,5$ ) ja emäksisissä ( $\text{pH} > 7,2$ ) maaperissä, mikä vaikuttaa paikallisen kasviyhteisön muodostumiseen. Maaperän ominaisuudet säätelevät siten ekosysteemin hiilenvaihtoa kasvien ja mikrobien toiminnalle keskeisiä olosuhteita säätelemällä.

#### **2.2.4 Kasvillisuus**

Ilmaston lämmitessä tundran kasvillisuuden määrässä, kuten kasvillisuuden korkeudessa, ja kasvillisuuden koostumuksessa ennakoidaan tapahtuvan muutoksia (Strimbeck et al., 2019; Bjorkman et al., 2018). Varpukasvien määrän on jo havaittu lisääntyneen (Myers-Smith et al., 2011), ja pensastuminen voi muokata tundran hiilenkiertoa ja vaikuttaa paitsi hiilen sitoutumiseen myös sen vapautumiseen ekosysteemeistä ilmakehään (Sørensen et al., 2018; Vowles & Björk, 2019). Kasvit sitovat yhteyttäessään hiiltä, varastoivat sitä ja palauttavat hiiltä ilmakehään respiraatioissa sekä siirtävät sitä maaperään karikkeen muodossa maaperäeliöstön hajotettavaksi (Chapin et al., 2011). Kasvillisuus vaikuttaa siten ympäristönsä hiilenkiertoon sekä hiilen sidontaa, että sen vapautumista säätelemällä. Kasvillisuuden sitoman hiilen määrään vaikuttavat vallitsevien olosuhteiden, kuten kosteuden ja lämpötilan ohella yhteyttävän biomassan määrä ja kasvillisuuden ominaisuudet (Sørensen et al., 2019). Hiilen sidonta kasvaa yhteyttävän lehtipinta-alan ja maanpinnan yläpuolisen biomassan määrän kasvaessa (Street, Shaver, Williams, & Van Wijk, 2007; Sørensen et al., 2018). Hiilen sidonta on voimakkaampaa runsaan kasvipeitteen omaavissa pensaikoissa kuin matalakasvuisemmissa pienen kasvipeitteen ympäristöissä, joissa yhteyttävää lehtipinta-alaa on vähemmän. Biomassan määrä vaikuttaa myös autotrofisessa respiraatioissa vapautuvan hiilen määrään, koska kasvu- ja ylläpitorespiraatio kasvavat biomassan määrän kasvaessa (Cahoon et al., 2012; Sørensen et al., 2019). Runsaan kasvipeitteen ympäristöissä suurta hiilen sidontaa tasapainottaa siten myös suurempi autotrofinen respiraatio.

Kasvillisuuden määrän lisäksi ympäristön hiilidioksidivoihin vaikuttaa kasvillisuuden koostumus eli kasviyhteisön muodostavien kasvien ominaisuudet (Strimbeck et al., 2019). Kasveja voidaan jakaa kasvumuodon ja toiminnallisten ominaisuuksien, kuten lehtipinta-alan ja lehtien typpipitoisuuden mukaan toiminnallisiin ryhmiin, joissa kasveja yhdistää muun muassa samanlainen resurssienkäyttöstrategia (Cannone et al., 2019). Kesävihannilla pensailla ja ruohokasveilla lehtien typpipitoisuus on korkeampi, lehtipinta-alaa enemmän ja siten fotosynteesitehokkuus ja hiilen sidonta suurempia kuin resursseja säästeliäästi käyttävillä ainavihannilla varvuilla, jotka panostavat

monivuotisen biomassan kestävyys (Sørensen et al., 2019). Muodostuvan karikkeen määrän ja laadun kautta kasvillisuuden koostumus vaikuttaa maaperämikrobistoon ja maaperässä tapahtuvan hajotustoiminnan määrään (De Deyn et al., 2008). Niityillä, jossa lehtikarikeri on typpipitoista ja helposti hajotettavaa, hajotustoiminta palauttaa kasvien sitomaa hiiltä ilmakehään nopeammin, kuin varvikossa, jossa hiiltä sitoutuu pidemmäksi aikaa monivuotiseen kasvillisuuteen ja karikeri on hitaammin hajoavaa (Strimbeck et al., 2019).

Kasvillisuus vaikuttaa karikkeen ominaisuuksien lisäksi maaperässä tapahtuvan hajotustoiminnan määrään vaikuttamalla maaperässä vallitseviin olosuhteisiin. Kasvillisuus vaikuttaa maaperän lämpö- ja kosteusolosuhteisiin varjostamalla maanpintaa ja säätelemällä maaperästä ja kasvillisuudesta haihtuvan veden määrää (Lafleur & Humphreys, 2018). Korkea kasvillisuus varjostaa maanpintaa, ja viileämmässä maaperässä heterotrofinen respiraatio voi olla avoimen tundran paljaampaa maaperää pienempi (Strimbeck et al., 2019). Toisaalta kasvillisuuden määrän lisääntyessä heterotrofista respiraatiota voi lisätä suurempi kariketuotanto ja hajotettavan aineksen suurempi määrä (López-Blanco et al., 2018; Phillips & Wurzbarger, 2019). Kasvillisuuden määrä ja koostumus vaikuttavat siten ekosysteemin hiilidioksidivoihin suoraan yhteyttävän ja respiroivan biomassan kautta tai välillisesti karikkeen ja olosuhteiden kautta. Kasvillisuuden määrän ja koostumuksen vaihtelu ovat osaltaan luomassa eroja hiilidioksidivoihin olosuhteiltaan ja kasvillisuudeltaan erilaisten ympäristöjen välille.

## **2.3 Nivaatiot**

Nivaatio on termi, jolla viitataan tundralla ja alpiinisilla alueilla esiintyviin lumenviipymiin ja niiden geomorfologisiin prosesseihin, kuten massaliikuntoihin ja sulaveden aiheuttamaan sedimentin lajittumiseen (Christiansen, 1998). Lumipeite on talviaikaan paksu, ja lumi sulaa nivaatioilla muuta ympäristöä myöhemmin kesällä tai syksyllä (Pickering, Green, Barros, & Venn, 2014). Nivaatioiden muodostumiseen vaikuttavat paikallinen topografia, tuulen suunta, sademäärä sekä rinteiden suuntaus suhteessa aurinkoon (Christiansen, 1998). Nivaatiot sijaitsevat tyypillisesti maaston painanteissa tai muuten suojaisissa paikoissa, jonne tuuli kasaa lunta talven aikana (Björk & Molau, 2007). Nivaatiot muodostavat eteensä ympäristögradientin, jossa lyhyellä matkalla vaihtuvat kasvukauden pituus, maaperän kosteus ja maaperän lämpötila sekä maaperän ominaisuudet (Green & Pickering, 2009). Maaperän vuoden keskilämpötila on nivaation ytimessä alhaisin ja se nousee nivaatiosta etäämmälle siirryttäessä kasvukauden pidentyessä (Green & Pickering, 2009). Lämpötilavaihtelu on nivaation ydinalueella kuitenkin suurta kasvukauden aikana, koska pienen kasvipeitteen ympäristössä paljas

maaperä lämpenee nopeasti lumen sulettua. Etäämpänä nivaatiosta varjostava kasvillisuus tasoittaa maaperän lämpötilavaihtelua. Talvella nivaation ytimen maaperän lämpötila voi olla nivaation ulkopuolisia alueita korkeampi, koska paksu lumipeite eristää kylmältä paremmin kuin ohuempi lumipeite etäämpänä nivaatiosta (Björk & Molau, 2007). Maaperän lämpötilan tavoin maaperän kosteus vaihtelee nivaation edustalla olosuhteista ja vuodenaajasta riippuen. Nivaatiolta valuvat sulavedet pitävät nivaation edustan kosteana ja ovat vedenlähde nivaation edustan kasvillisuudelle (Björk & Molau, 2007). Lumen sulettua sulavesien ylläpitämä maaperän kosteustaso pienenee, ja nivaation edustan kasvillisuus voi altistua kuivuusstressille (Ostler, Harper, McKnight, & Anderson, 1982; Björk & Molau, 2007). Lämpötila- ja kosteusgradientit eivät siten ole pysyviä, vaan maaperän lämpötila ja kosteus vaihtelevat vuodenaajan ja sulavesien määrän mukaan sekä heikkenevät tai katoavat lumen sulettua kokonaan (Ostler et al., 1982; Green & Pickering, 2009).

Nivaatiot ovat matalatuottoisia ympäristöjä (Kuva 2), joissa kasvillisuus on sopeutunut lyhyeen kasvukauteen, ja kasvien kasvu käynnistyy nopeasti lumen sulettua (Björk & Molau, 2007). Kasvilajeista osa suosii nivaatioympäristöjä habitaatteina niiden vähäisen kilpailun ja toisaalta talven paksun lumipeitteen tarjoaman suojan takia. Tällaisia lajeja ovat muun muassa lumileinikki (*Ranunculus nivalis*) ja jääleinikki (*Ranunculus glacialis*). Lumipeiteajan pituus vaihtelee vyöhykkeittäin, ollen pisin nivaation ytimessä ja lyheten poispäin nivaatiosta. Lumipeiteaika on tärkeä kasvillisuuden määrää nivaatioympäristöissä säätelevä tekijä, joten nivaation edustalle muodostuu kasvukauden pituutta heijasteleva kasvillisuusgradientti (Seastedt & Vaccaro, 2001; Pickering et al., 2014). Nivaation ytimessä kasvipeitettä on vähän ja lajirikkaus pieni, ja kasvukauden pituuden kasvaessa nivaation ytimestä poispäin lajirikkaus sekä kasvipeitteen määrä kasvavat (Green & Pickering, 2009). Kasvillisuuden lisäksi nivaation edustalla vaihtuvat maaperän ominaisuudet siten, että maaperä on etäämpänä nivaatiosta tyypillisesti paksumpi, orgaanista ainesta on enemmän ja typen sekä fosforin määrä voi olla suurempi, kuin nivaation ytimessä (Venn & Morgan, 2007; Green & Pickering, 2009). Typen ja fosforin saatavuuden kasvu nivaation ytimestä poispäin yhdessä samansuuntaisesti pitenevän kasvukauden kanssa voi voimistaa nivaation edustan kasvillisuusgradienttia.



*Kuva 2. Nivaatioympäristö lumipeitteisenä kesäkuussa (16.6.2019, vasemmalla) ja kasvukauden loppupuolella elokuussa (20.8.2019, oikealla). Nivaation ydin on matalatuottoinen ympäristö, jossa kasvilajeja on vähän ja kasvipeittävyys pieni. Kasvillisuuden määrä kasvaa nivaatiosta poispäin.*

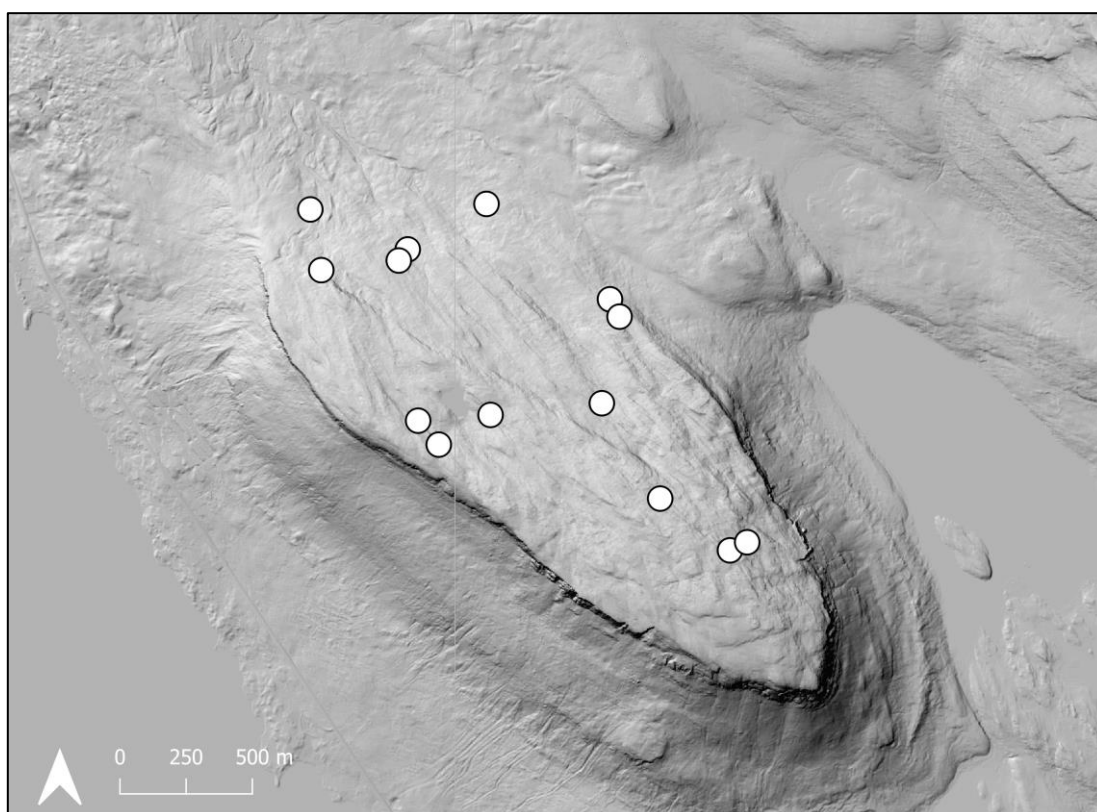
### 3. Tutkimusasetelma

#### 3.1 Tutkimusalue

Tutkimusalue sijaitsee Kilpisjärvellä käsivarren Lapissa lähellä Norjan rajaa (69°03'N ja 20°49'E). Suurtuntureiden hallitsemassa maisemassa korkeusvaihtelu on suurta, ja Saanatunturin pohjoisrinteen nivaatioilla sijaitsevat tutkimuspisteet olivat 600-1000 metrin korkeudessa merenpinnasta (Kuva 3). Alue on ilmastoltaan sub-arktista aluetta, ja lämpötilat vaihtelevat Kilpisjärven sääasemalta (1981-2011) mitattuna keskimäärin heinäkuun 11,2 ja tammikuun -12,9 °C välillä vuoden keskilämpötilan ollessa -1,9 °C (Pirinen et al., 2012). Ilmastoan vaikuttavat läheinen skandien vuoristo, Atlantin lämmin merivirta sekä polaaririntama, mutta topografinen vaihtelu on paikallisella tasolla tärkeä mikroilmastoon vaikuttava tekijä (Aalto, Le Roux, & Luoto, 2014). Topografinen vaihtelu vaikuttaa myös lumen jakautumiseen maisemassa, ja alueen nivaatiot sijaitsevat suureksi osaksi varjoisilla pohjoisrinteillä harjanteiden juurella sekä maaston painaumuksissa.



Kasvillisuus vaihtuu tutkimusalueella tunturin alarinteen korkeavarpuisesta paljakasta (vaivaiskoivu, *Betula nana* ja pohjanvariksenmarja, *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum*) rinteiden matalavarpuiseen kasvillisuuteen (liekovarpio, *Cassiope tetragona* ja kurjenkanerva, *Phyllodoce caerulea*) ja harjanteiden sekä tunturin lakialueen rakkakivikoiseen karukkaan. Pienipiirteinen topografinen vaihtelu vaikuttaa lisäksi kasvillisuuden jakautumiseen olosuhteita, kuten lumen paksuutta, kasvukauden pituutta ja maaperän kosteutta säätelemällä (Litaor, Williams, & Seastedt, 2008; Niittynen & Luoto, 2018). Maaperä on ohut, ja kallioperää peittää lakialuetta sekä harjanteita lukuun ottamatta ohut moreenikerros, jonka päällä olevan orgaanisen kerroksen paksuus on suurimmillaan sulavesien ylläpitämällä kosteilla niityillä.

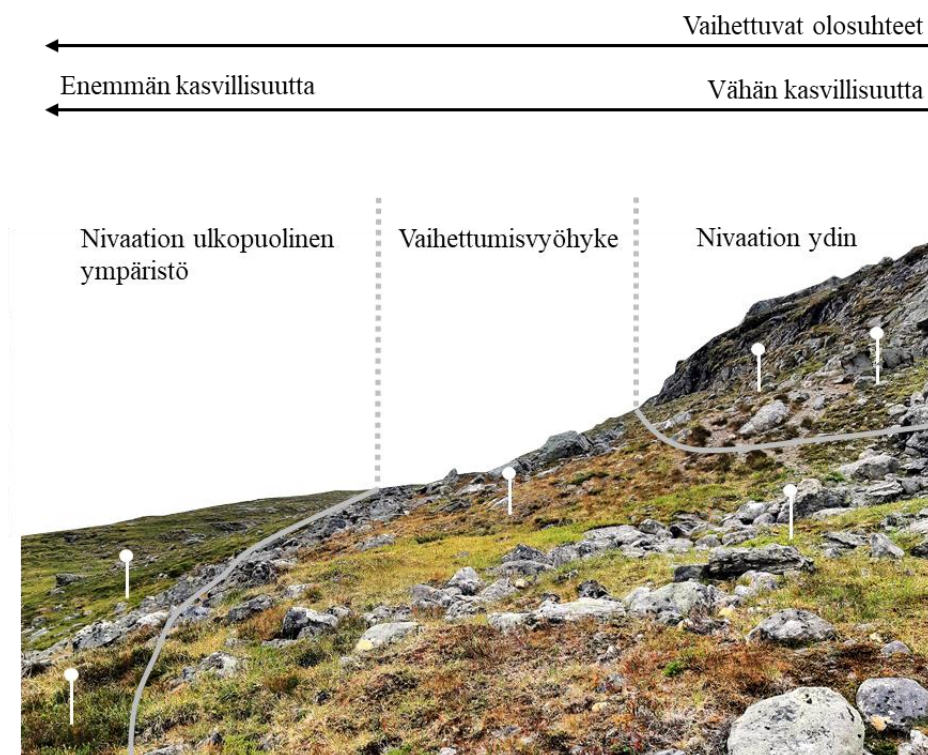


Kuva 3. Tutkimusalueen pinnanmuodot vinovalovarjosteella kuvattuna ja tutkimusnivaatioiden (valkoiset ympyrät) sijainti Saanatunturin laella sekä sen pohjoisrinteellä.

### 3.2 Koeasetelma

Nivaatioita voidaan hyödyntää hiilidioksidivuotutkimuksessa, koska moni keskeisesti hiilenkiertoon vaikuttava tekijä vaihtuu nivaation eteen muodostuvalla ympäristögradientilla. Nivaatiot gradientin luojina mahdollistavat ympäristömuuttujien vaihtelua sisältävän aineiston keräämisen maantieteellisesti pienellä alueella, ja aineiston pohjalta pystytään tekemään päätelmiä

tundraympäristöjen hiilenkierrosta ja siihen vaikuttavista tekijöistä. Tutkimukseen valittiin 13 paksuudeltaan ja lumipeiteajaltaan erilaista nivaatiota, jotka sijaitsevat Saanatunturin pohjoisrinteellä eri korkeuksilla merenpinnasta. Ottamalla mukaan nivaatioita eri korkeusvyöhykkeistä, saadaan myös tunturin rinteän luoma korkeusgradientti katettua, ja ympäristömuuttujien vaihtelua aineistossa siten kasvatettua. Nivaatioille sijoitettiin kaksi kolmen tutkimuspisteen linjaa, jotta nivaation muodostama ympäristögradientti ja nivaation sisäinen vaihtelu saatiin katettua (Kuva 4). Nivaation ydinalueella, jossa kasvukausi on lyhin ja nivaation vaikutus suurin, oli kaksi tutkimuspistettä. Nivaation ja sitä ympäröivän alueen vaihettumisvyöhykettä edusti kesäkuun puolivälin lumiraja, jossa sijaitsi kaksi tutkimuspistettä. Kasvillisuutta oli vaihettumisvyöhykettä edustavilla pisteillä usein enemmän kuin nivaation ytimessä, mutta kasvillisuus koostui nivaation ytimen tavoin pääosin ruohokasveista. Nivaatiosta uloimmat kaksi tutkimuspistettä sijaitsivat nivaation vaikutuksen ulkopuoliseksi alueeksi arvioidulla alueella, jossa kasvillisuutta oli enemmän, ja kasvillisuus oli tyypillisesti varpuvaltaista.



*Kuva 4. Tutkimuspisteiden asettuminen nivaation muodostamalle ympäristögradientille. Kuusi tutkimuspistettä (valkoisella) asettuvat nivaatioille siten, että nivaation ydintä edustaa kaksi pistettä, nivaation ja sitä ympäröivän alueen vaihettumisvyöhykettä kaksi pistettä ja nivaation vaikutuksen ulkopuolista aluetta kaksi pistettä. Olosuhteet ja kasvillisuuden määrä vaihtuvat nivaation edustalla, ja tutkimuspisteiden asettelulla oli tarkoitus kattaa nivaation muodostama ympäristögradientti ja nivaation sisäinen olosuhteiden vaihtelu.*

## 4. Aineisto ja menetelmät

### 4.1 Hiilidioksidivuot

Hiilidioksidivuoa-aineiston keräämiseen käytettiin suljettua staattista kammiota (Kuva 5) (Livingston & Hutchinson, 1995; Pumpanen et al., 2004), joka soveltuu hiilidioksidivoiden pienipiirteisen alueellisen vaihtelun tutkimiseen olosuhteiltaan ja topografialtaan heterogeenisella tundralla (McGuire et al., 2012). Nettoekosysteemivaihdon (NEE) lisäksi menetelmällä pystytään tutkimaan NEE:n muodostavia hiilidioksidivoita; perustuotantoa (GPP) ja ekosysteemi-irespiraatiota (ER) (Pavelka et al., 2018). Näin pystytään tutkimaan myös ekosysteemin hiilidioksiditaseen muodostavien voiden spatiaalista vaihtelua ja siihen vaikuttavia tekijöitä. Hiilidioksidivuomittauksia varten maaperään asennettiin metalliset kaulukset (21 cm halkaisija, 7 cm korkeus) 1-5 cm syvyyteen vähintään neljä päivää ennen ensimmäisen mittauskampanjan aloittamista, jotta kauluksen asentamisen maaperään aiheuttaman häiriön vaikutus saatiin minimoitua (Butterbach-Bahl, Sander, Pelster, & Díaz-Pinés, 2016). Ilman vuotaminen kauluksen ali estettiin tarvittaessa kvartsihiekillä. Kammion sisällä hiilidioksidianturi (GMP343) mittasi hiilidioksidipitoisuutta ja ilmentosteusanturi (HMP75) suhteellista ilmentosteutta sekä lämpötilaa 5 sekunnin välein. Tuuletin sekoitti ilmaa kammion sisäisen hiilidioksidipitoisuuden tasaamiseksi. Aineistonkeruulaite (M170, Vaisala, Suomi) tallensi mittaukset ja korjasi mitatut hiilidioksidipitoisuudet mittauksen aikana lämpötilan, ilmentapaineen ja suhteellisen ilmentosteuden mukaan. PAR-säteilyä eli fotosynteesistä aktiivista säteilyä (*Photosynthetically active radiation*, PPFD  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) mitattiin kammion mittauksen aikana 10 sekunnin intervaleissa sensorilla (MQ-200 Quantum), joka asetettiin tasaiselle alustalle kammion eteen auringon säteilysuunnan puoleiselle sivulle.

Lyhyellä mittausajalla (90s) pyrittiin minimoimaan kammion kuumentumisen ja hiilidioksidin konsentraatiogradientin muutoksen vaikutus voihin (Heinemeyer & McNamara, 2011; Butterbach-Bahl et al., 2016). Mittaus toistettiin tarvittaessa pidemmällä mittausajalla (2-5 min), jos lyhyt mittausaika ei riittänyt hiilidioksidipitoisuuden muutoksen havaitsemiseen, mutta mittausajaltaan poikkeavia mittauksia ei käytetty analyysissä. Mittauksen alusta poistettiin 10 sekuntia, jotta kammion asettamisen aiheuttama ilmentapaineen vaihtelu ei vaikuttaisi mittaustulokseen (Davidson, Savage, Verchot, & Navarro, 2002; Pavelka et al., 2018). Mittaukset toistettiin samalla mittauspisteellä eri valotasossa NEE:n valovasteen havaitsemiseksi ja ER:n mittaamiseksi aiempia tutkimuksia vastaavalla tavalla (Williams, Street, Van Wijk, & Shaver, 2006; Street et al., 2007). Mittauksia tehtiin ilman varjostusta (PPFD 700-1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 2 kpl) ja kolmessa eri valotasossa (500-700, 300-500 ja 300-150 PPFD  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Eri valotasot saavutettiin käyttämällä varjostavaa

kehikkoa sekä siihen liitettäviä varjostuskankaita, joiden määrää säätelemällä kammion valaistusolosuhteet säädettiin tavoitevalotasoon. Lisäksi tehtiin kaksi mittausta alumiinifoliopeitteellä pimennetyllä kammiolla (PPFD  $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ER:n mittaamiseksi. Mittaukset tehtiin kolmessa eri mittauskampanjassa kasvukauden eri vaiheissa siten, että ensimmäisen kerran tutkimuspisteet mitattiin heinäkuun alkupuolella kasvukauden alussa, toisen kerran heinäkuun lopussa kasvukauden puolivälissä ja kolmannen kerran elokuun alussa kasvukauden loppupuolella. Näin saatiin katettua olosuhteiden sekä hiilidioksidivoiden vaihtelu kasvukauden aikana ja lisättyä voidaan ja ympäristömuuttujien vaihtelua aineistossa yhteen mittauskampanjaan verrattuna.



*Kuva 5. Hiilidioksidivuomittauksissa käytetty kammio ja varjostusmenetelmä. Hiilidioksidivuot mitattiin kirkkaalla kammiolla, joka asetettiin kaulukselle ja tuulettimen akku painoksi kammion päälle. NEE:n valovasteen havaitsemiseksi mittauksia toistettiin myös kolmessa varjostustasossa ja pimennetyllä kammiolla ER:n mittaamiseksi.*

Mittauskohtaisen hiilidioksidipitoisuuden kokonaismuutoksen laskemiseksi hiilidioksidin pitoisuusarvoihin sovitettiin lineaarinen regressiomalli. Vuo ( $F$ ,  $\text{mg CO}_2 \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) laskettiin Kulmala et al. (2004) mukaan:

$$F = \frac{\Delta C}{\Delta t} \frac{M}{V_{mol}} \frac{V_c}{A_c}$$

, jossa  $\frac{\Delta C}{\Delta t}$  on lineaarisella regressiomallilla laskettu hiilidioksidipitoisuuden muutos ajassa,  $M$  hiilidioksidin moolimassa ( $44.01 \text{ g mol}^{-1}$ ),  $V_{mol}$  moolitilavuus ( $22.4 * 10^{-3} \text{ m}^3 \text{ mol}^{-1}$ ),  $V_c$  kammion sisäinen tilavuus ja  $A_c$  kammion pohjapinta-ala. Voiden yksikkö muunnettiin yksikköön  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Pavelka et al., 2018). Voiden vertailtavuuden mahdollistamiseksi NEE-vuot standardoitiin samaan valotasoon, ja standardointia varten mittauspisteen yhden kampanjan eri valotasoissa mitattuihin voihin sovitettiin PAR-säteilyn ja respiraation huomioon ottava valovastemalli (Cahoon, Sullivan, & Post, 2016):

$$NEE = ER_{mod} - \frac{A_{max} * PAR}{k + PAR}$$

, jossa  $ER_{mod}$  on mallinnettu ekosysteemirespiraatio,  $A_{max}$  on valolla saturoitunut fotosynteesin taso ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $PAR$  fotosynteettisesti aktiivinen säteily (PPFD  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) ja  $k$  puolittaisen saturaation vakio (PPFD  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Mallilla ennustettiin NEE valotasoon 600 PAR ( $NEE_{600}$ ), joka on lähellä aineiston PAR-arvojen keskiarvoa ja mediaania sekä yleisesti käytetty tutkimuksissa (Cahoon et al., 2016; Sørensen et al., 2019). Mitattujen ER-arvojen sijasta jatkoanalyysissä käytettiin mallin respiraatioparametrille antamia arvoja ( $ER_{mod}$ ) (Cahoon et al., 2016), jotka olivat lähellä mitattuja arvoja (Liite 1). Mitatut ensimmäisen varjostusasteen (PPFD 500-700  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) NEE-vuot eivät selvästi poikenneet standardoiduista  $NEE_{600}$  -voista, mutta standardoituja arvoja on käytetty jatkoanalyysissä varjostustason sisäisen PAR-tason vaihtelun vaikutuksen poistamiseksi. ER-voita ei standardoitu lämpötilalla, jotta standardointi ei muuttaisi respiraation lämpötilavastetta, ja lämpötilamuuttujia voitaisiin käyttää jatkoanalyysissä. Kymmenen mittausta hylättiin standardoinnin yhteydessä, koska malli ei sovitunut valovasteen puuttumisen takia. Standardoitu  $GPP_{600}$  saatiin standardoidun  $NEE_{600}$  ja mallinnetun  $ER_{mod}$  erotuksena, ja negatiivinen NEE viittaa hiilidioksidin nettolähteeseen ekosysteemistä ilmakehään. Standardoituihin  $GPP_{600}$ ,  $ER_{mod}$  ja  $NEE_{600}$  voihin viitataan jatkossa muodossa GPP, ER ja NEE.







## 4.2 Ympäristömuuttujat

Tutkimuspisteillä mitattiin kussakin mittauskampanjassa vuomittausten yhteydessä keskeisiä mikroilmasto- ja kasvillisuusmuuttujia kuvaamaan mittaushetkellä vallinneita olosuhteita ja kasvillisuuden määrää. Maaperän kosteus mitattiin käsikäyttöisellä mittarilla (FieldScout TDR 300; Spectrum technologies Inc., USA), jonka sensorit mittasivat maaperän kosteuden veden tilavuuspitoisuutena (VWC %). Maaperän lämpötila mitattiin käsikäyttöisellä lämpötilamittarilla (VWR-TD11; VWR International, USA). Molemmat mittaukset tehtiin 7,5 cm syvyydestä kolmesta kohtaa kauluksen ulkopuolelta häiritsemättä kauluksen sisällä olevaa maaperää, ja analyyseissä käytettiin mittausten keskiarvoja. Ilmalämpötilan arvot otettiin pimennettyjen hiilidioksidivuomittausten mittauskertoisista keskiarvoista. Kasvillisuuden keskikorkeus mitattiin kauluksen sisältä mittatikulla arvioiden, ja mittauspisteen kasvillisuudesta otettiin valokuva 50 cm korkeudelta vihreän peittävyiden sekä kasvipeittävyiden määrittämistä varten. Orgaanisen kerroksen paksuus mitattiin viimeisen mittauskampanjan jälkeen mittatikulla kauluksen sisältä, josta otettiin myös maaperänäyte. Maaperänäytteen pH mitattiin laboratoriossa kenttäkäyttöisellä pH-mittarilla (LAQUAtwin pH-11; Horiba Advanced Techno Co., Japani) ISO-10390-standardin mukaan. Mittausliuoksessa käytettiin suositusten mukaisesti kalsiumkloridia (0,01M CaCl<sub>2</sub>), joka edistää H<sup>+</sup>-ionien liukenemista maaperäpartikkelien pinnalta mittaussuikeen (Miller & Kissel, 2010; Minasny, McBratney, Brough, & Jacquier, 2011).

Mittauspisteen kauluksen sisäinen vihreä peittävyys (*Fractional green canopy cover*, FGCC) määritettiin valokuvista Canopeo-sovelluksella, joka laskee vihreän kasvipeittävyiden prosentteina kuvan kattamasta alasta pikselien RGB-arvojen perusteella (Patrignani & Ochsner, 2015). Kuvista arvioitiin visuaalisesti sammalen ja jäkälän, ruohokasvien, pienvarpujen, pystyjen kesävihantien varpujen, karikkeen sekä paljaan maan peittävyydet kuten Strimbeck et al. (2019) tutkimuksessa. Peittävyysluokituksessa huomioitiin kauluksen sisäinen alue ja sen välitön läheisyys (10 cm kauluksesta), jotta peittävyystieto kuvaa ympäristöä, jossa kaulus sijaitsee. Viimeisen mittauskampanjan yhteydessä otettujen kuvien perusteella tutkimuspisteet luokiteltiin kasvillisuustyyppisiin Walker et al. (2005) Circumpolar Arctic vegetation map -luokitusta mukaillen (Taulukko 2).

Taulukko 2. Käytetty kasvillisuustyyppiluokitus, kasvillisuustyyppien kuvaus ja tehtyjen mittauksien lukumäärä kussakin kasvillisuustyyppissä. Taulukon esimerkkilajit. Karukko: lumileinikki (*R. nivalis*), närvänä (*S. procumbens*), napapaju (*S. polaris*). Niittymäinen: tunturisara (*C. bigelowii*), tunturitädyke (*V. alpina*), lapinorvokki (*V. biflora*), tunturilieko (*D. alpinum*). Maanmyötäinen varvikko: liekovarpio (*C. tetragona*), kurjenkanerva (*P. caerulea*), pohjanvariksenmarja (*E. nigrum* ssp. *hermaphroditum*). Pystyvarvikko: vaivaiskoivu (*B. nana*), pohjanvariksenmarja.

ID	Kasvillisuustyyppi	Kuvaus	Esimerkki	Havaintoja
1	Karukko	Matala kasvillisuus ja pieni kasvipeite (2-40%). Yksittäisiä ruoho- ja varpukasveja, sammalta ja jäkälää. Lajeja esim. <i>Ranunculus nivalis</i> , <i>Sibbaldia procumbens</i> , <i>Salix polaris</i> .		60
2	Niittymäinen	Ruohokasvivaltainen ja kasvipeite 40-80%. Lajeja esim. <i>Carex bigelowii</i> , <i>Veronica alpina</i> , <i>Viola biflora</i> , <i>Diphysastrum alpinum</i> .		85
3	Maanmyötäinen varvikko	Matalia (alle 20cm) ainavihantia varpukasveja ja kasvipeite 20-80%. Lajeja esim. <i>Cassiope tetragona</i> , <i>Phyllodoce caerulea</i> , <i>Empetrum nigrum</i> ssp. <i>hermaphroditum</i>		67
4	Pystyvarvikko	Pystyjä pääosin kesävihantia varpuja (yli 20cm) ja kasvipeite 80-100%. Lajeja esim. <i>Betula nana</i> , <i>Empetrum nigrum</i> ssp. <i>hermaphroditum</i> (ei valtalajina).		12

### 4.3 Analyysi

Muuttujien vaihtelua koko aineistossa ja kasvillisuustyypeissä sekä muuttujien vaihtelua suhteessa toisiin muuttujiin pyrittiin kuvaamaan tilastollisten tunnuslukujen, korrelaatioiden ja visuaalisointien avulla. Muuttujien jakaumaa ja hajontaa kuvattiin jakaumakuvaajilla ja laatikkokuvaajilla. Pearsonin korrelaatiolla tarkasteltiin muuttujien välistä lineaarista yhteyttä ja Spearmanin korrelaatiolla monotonista yhteyttä, jossa toisen muuttujan arvon kasvaessa toisen muuttujan arvon muutoksen määrä vaihtelee muutoksen suunnan pysyessä samana (Hauke & Kossowski, 2011). Muuttujien yhteyttä toisiin muuttujiin kuvattiin myös hajontakuvaajilla, joissa muuttujien välillä voidaan havaita esimerkiksi unimodaaleja eli yksihiippuisia yhteyksiä, joista käytetyt korrelaatiot eivät kerro.

Tilastollisina tunnuslukuina käytettiin keskiarvoa, keskihajontaa ja mediaania, ja muuttujien vaihteluväliä tarkasteltiin minimi- ja maksimiarvojen avulla. Yksisuuntaisella anovalla tai Welchin anovalla testattiin, eroavatko kasvillisuustyyppit eri muuttujien keskiarvoiltaan tilastollisesti merkitsevästi toisistaan. Yksisuuntaisen anovan aineistolle asettamien vaatimusten tarkistamiseksi eri muuttujien arvojen jakaumaa eri kasvillisuustyypeissä verrattiin normaalijakaumaan visuaalisesti kvantiili-kuvaajilla, ja residuaalien homoskedastisuutta testattiin Levenen testillä. Yksisuuntaista anovaa käytettiin, jos sen ehto residuaalien homoskedastisuudesta täyttyi ja muuttujan arvot olivat normaalisti jakautuneet kasvillisuustyyppien sisällä. Eri kasvillisuustyyppien välisen eron tilastollinen merkitsevyys tarkastettiin tällöin Tukeyn testillä. Homoskedastisuudella tarkoitetaan muuttujan samankaltaista varianssia toisen muuttujan eri arvoilla, ja poikkeamat homoskedastisuudesta voivat vääristää anovan tulosta (Kozak & Piepho, 2018). Welchin anovaa käytettiin, jos muuttujan residuaalit eivät olleet homoskedastiset, mutta muuttujan arvot olivat normaalisti jakautuneet kasvillisuustyyppien sisällä. Tällöin eri kasvillisuustyyppien välisten erojen tilastollinen merkitsevyys testattiin Games Howellin testillä. Anovan ja Welchin anovan ehto havaintojen itsenäisyydestä eli siitä, että havaintojen välillä ei ole ajallista tai spatiaalista yhteyttä, ei täyty aineistossa, koska aineisto sisältää toisintomittauksia ja eri nivaatioiden luomaa alueellista hierarkiaa. Kasvillisuustyyppien välisten erojen tilastollista merkitsevyyttä testattiin siitä huolimatta, koska tilastollisen merkitsevyyden testaaminen auttaa erottamaan, mitkä kasvillisuustyyppien väliset erot ovat kasvillisuustyypeistä johtuvia, ja mitkä sattuman tai muiden tekijöiden seurausta. Toimintatapaa on käytetty ja suositeltu aiemmin (Oksanen, 2001; Sørensen et al., 2018).

Aineistoon tutustumisella pyrittiin tunnistamaan myös mallinnusvaiheessa huomioon otettavia ja väärin huomioituna tutkimustuloksia vääristäviä tekijöitä, kuten multikollineaarisuutta (Zuur, Ieno, & Elphick, 2010). Mallit eivät pysty erottamaan voimakkaasti korreloivien selittävien muuttujien itsenäistä vaikutusta vastemuuttujaan, ja multikollineaarisuus selittävien muuttujien välillä voi vääristää mallinnustulosta (Dormann et al., 2013). Yli  $|0,65|$  korreloivat selittävinä muuttujina käytettävät muuttujat päätettiin pitää malleissa erillään, koska voimakkaan korrelaation takia mallin kyky erotella muuttujien itsenäinen yhteys vastemuuttujaan on heikentynyt ja multikollineaarisuuden mallinnustulosta vääristävä vaikutus mahdollinen. Multikollineaariset muuttujat huomioitiin erikseen koko aineistossa ja eri kasvillisuustyyppikohtaisissa aineistoissa, mutta koko aineistossa multikollineaarisia muuttujia ei käytetty samaan aikaan selittävinä muuttujina myöskään kasvillisuustyyppikohtaisissa malleissa, vaikka korrelaatio ei olisikaan ylittänyt  $|0,65|$ .



## 4.4 Mallinnus

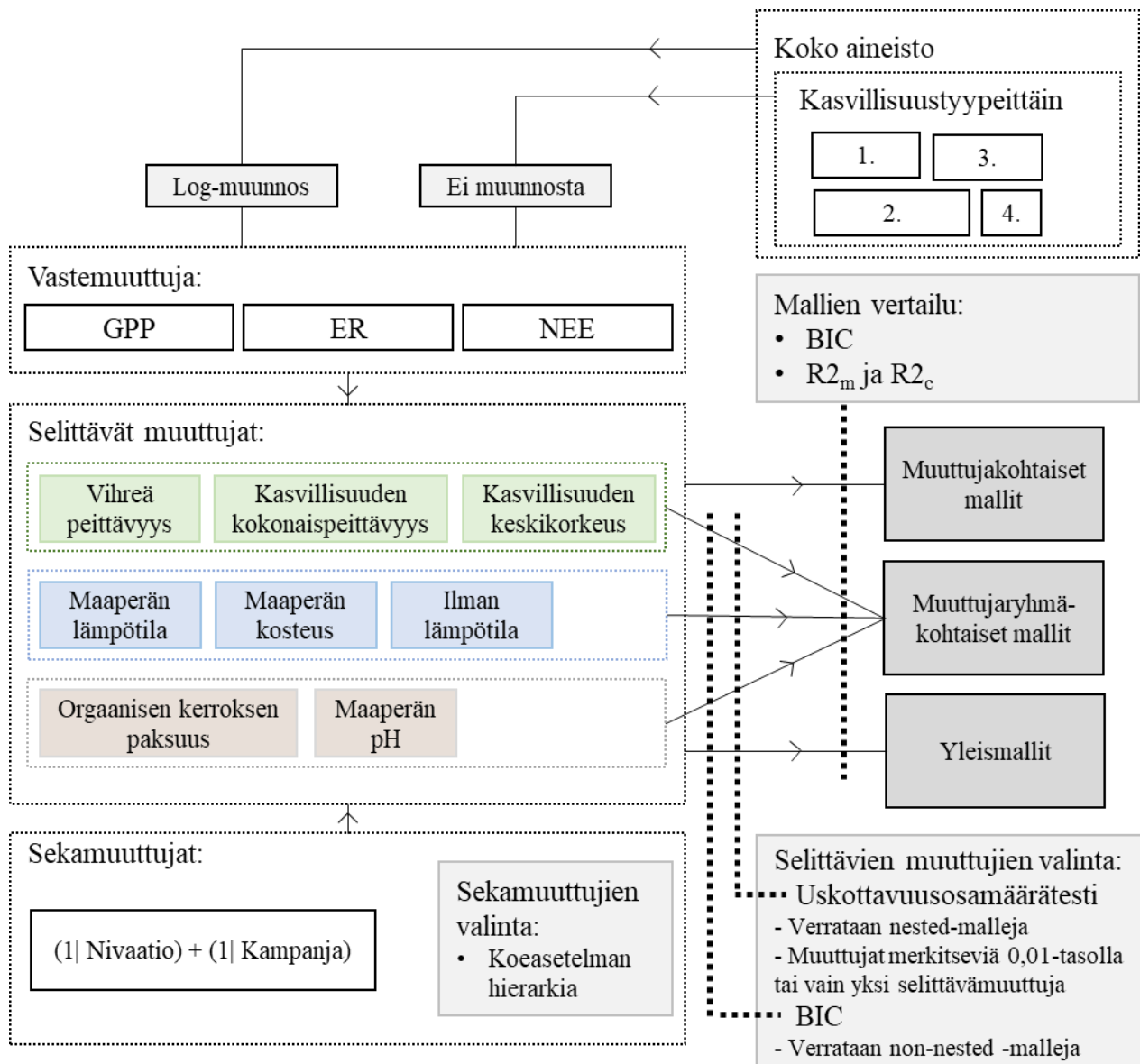
Aineisto koostuu olosuhteiltaan erilaisten nivaatioiden muodostamista tutkimuspisteryhmistä ja kolmesta eri kasvukaudenaikaan tehdystä mittauskampanjasta. Aineistossa esiintyy siten pseudoreplikaatiota eli havainnot eivät ole toisistaan itsenäisiä spatiaalisen ja ajallisen hierarkian takia (Hurlbert, 1984). Havaintojen kuuluminen tiettyyn nivaatioon tai mittauskampanjaan yhdistää niitä, ja voiden tai ympäristömuuttujien arvot voivat olla lähempänä toisiaan tietyn hierarkiataason sisällä, kuin eri hierarkiatasojen välillä. Myös voiden ja ympäristömuuttujien väliset vasteet voivat vaihdella eri hierarkiatasoilla. Lineaarisen regression ja useiden muiden mallien vaatimuksena on aineiston havaintojen itsenäisyys (Zuur et al., 2010), joten käytettäväksi mallityypiksi valittiin lineaarinen sekamalli, jossa sekamuuttujina olivat kampanja ja nivaatio. Sekamalleissa vastemuuttujan vaihtelua aineistossa selitetään selittävien muuttujien lisäksi sekamuuttujilla, joiden ansiosta aineiston eri hierarkiatasoille voidaan sovittaa oma vasteensa tai vasteen asema y-akselilla voi vaihdella riippuen hierarkiatastosta (Zuur et al., 2009). Sekamuuttujien valinta perustui koeasetelmaan, eikä eri sekamuuttujien selittämän varianssin määrää pidetty sekamuuttujien valintaperusteena (Hurlbert, 1984). Sekamuuttujina olevilla kampanjoilla ja nivaatioilla oli malleissa omat y-akselin leikkauspisteensä, koska kampanjoiden ja nivaatioiden väliset erot ilmenivät selittävien muuttujien ja voiden vasteessa pääosin niiden erilaisesta asemasta vuon y-akselilla. Sekamuuttujien suhteen vaihtelevaa vastetta ei otettu mukaan mallirakenteisiin, koska mallit eivät pääosin löytäneet sekamuuttujien erilaisille vasteille varianssia. Jos sekamuuttujille ei löytynyt varianssia valitussa sekarakenteessa eli kampanja tai nivaatio eivät selittäneet hajontaa selittävien muuttujien ja vastemuuttujan välillä, sekarakennetta yksinkertaistettiin, kunnes malli sovitui normaalisti (Barr, Levy, Scheepers, & Tily, 2013). Mallinnustulokset on kuitenkin ilmoitettu samalla sekamuuttujarakenteella mallien tulosten vertailtavuuden säilyttämiseksi. Se, että sekamuuttujan suhteen ei löytynyt varianssia, ei vaikuttanut mallin selittäville muuttujille antamiin kulmakertoimiin.

Mallit sovitettiin erikseen koko aineistoon ja eri kasvillisuustyypeille (Kuva 6). Sekamallien residuaalien homoskedastisuuden ja normaalijakauman ehtojen täyttämiseksi voille tehtiin logaritmuunnos (GPP:  $\log(x+1)$ , ER:  $\log$ , NEE:  $\log(x+2)$ ) koko aineistolle mallinnettaessa, mutta kasvillisuustyyppikohtaisissa malleissa tälle ei ollut tarvetta. ER:n logaritmuunnos aiheutti aineistoon yhden muista ER-arvoista selvästi pienemmän arvon. Alkuperäisessä aineistossa havainto ei poikennut muista arvoista, joten muunnoksen aiheuttama ja mallinnustulosta mahdollisesti vääristävä arvo poistettiin ER:ää mallinnettaessa. Eri selittävien muuttujien kykyä selittää voiden vaihtelua koko aineistossa ja kasvillisuustyypeissä testattiin muuttujakohtaisilla malleilla,

muuttujaryhmäkohtaisilla malleilla ja yleismalleilla (Kuva 6). Kaikki mallit olivat sekamalleja riippumatta selittävistä muuttujista tai mallinnettavasta aineistosta, ja sekamuuttujarakenne oli kaikissa malleissa sama. Muuttujakohtaisessa mallissa vastemuuttujana olevaa hiilidioksidivuota selitti kerrallaan sekamuuttujien lisäksi yksi selittävä muuttuja, ja eri selittävien muuttujien kykyä kuvata voiden vaihtelua verrattiin selityskyvyn ja mallien BIC-arvojen avulla. Selittävien muuttujien rakenteeltaan poikkeavien (*non-nested model*) muuttujakohtaisten mallien vertailussa käytettiin Bayesilaista informaatiokriteeriä eli BIC-arvoa (*Bayesian information criteria*, BIC), jonka avulla vastemuuttujan vaihtelua paremmin kuvaava malli määritettiin. Ero toiseen yleiseen mallin hyvytyttä kuvaavaan Akaiken informaatiokriteeriin eli AIC-arvoon (*Akaike's information criteria*, AIC) oli vähäinen ja tulos yleensä sama, kuten on havaittu aiemminkin (Kuha, 2004). Muuttujaryhmäkohtaisilla malleilla testattiin, mitkä eri mikroilmastomuuttujista (maaperän lämpötila, ilmalämpötila, maaperän kosteus), kasvillisuusmuuttujista (vihreä peittävyys, kasvillisuuden korkeus, kasvipeittävyys) ja maaperämuuttujista (orgaanisen kerroksen paksuus, pH) parhaiten selittävät GPP:n, ER:n ja NEE:n vaihtelua. Muuttujaryhmäkohtaisissa malleissa vastemuuttujana olevaan vuohon sovitettiin kerrallaan yhden muuttujaryhmän muuttujia sekä niiden yhdysvaikutuksia. Muuttujakohtaisten ja muuttujaryhmäkohtaisten mallien lisäksi laadittiin yleismallit, joilla testattiin, mitkä kaikista käytössä olleista selittävistä muuttujista selittävät GPP:n, ER:n ja NEE:n vaihtelua parhaiten. Muuttujaryhmäkohtaisissa malleissa ja yleismalleissa testattiin ekologisesti perusteltuja yhdysvaikutuksia, joiksi arvioitiin yhdysvaikutus maaperän kosteus- ja lämpötilamuuttujien välillä. Yhdysvaikutuksen ollessa tilastollisesti merkitsevä sisällytettiin myös yhdysvaikutuksen päämuuttujat, ja yhdysvaikutus tarkistettiin visuaalisesti kuvaajalla, kuten on suositeltu aiemmin (Gareth, Daniela, Trevor, & Robert, 2013). Jos yhdysvaikutus aiheutti malliin multikollineaarisuutta, selittävien muuttujien arvot keskitettiin miinustamalla arvoista muuttujien keskiarvo.

Selittävät muuttujat valittiin muuttujaryhmäkohtaisiin malleihin ja yleismalleihin edeten monimutkaisemmasta mallirakenteesta yksinkertaisempaan. Selittävistä muuttujista poistettiin uskottavuusosamäärätestin (*Likelihood ratio test*) perusteella muuttujia, joiden poistaminen vaikutti malliin vähiten (Zuur et al., 2009). Heikoimman selittävän muuttujan poistamista jatkettiin, kunnes malleissa mukana olevat muuttujat olivat uskottavuusosamäärätestin mukaan tilastollisesti merkitseviä valitulla 0,01-merkitsevyystasolla tai muuttujista oli malleissa parhaiten vuon vaihtelua kuvaava muuttuja. Multikollineaarisia muuttujia ei testattu selittävinä muuttujina samassa mallissa. Multikollineaarisille muuttujille yllä kuvatun mukaisesti muodostetuista malleista valittiin parempi malli BIC-arvon mukaan, jos mallien selittävien muuttujien rakenne ei ollut päällekkäinen, tai

uskottavuusosamäärätestin mukaan, jos selittävien muuttujien rakenne oli päällekkäinen (*nested model*). Koko aineiston malleissa muuttujille testattiin polynomitermejä, joiden tarpeellisuutta arvioitiin uskottavuusosamäärätestin avulla. Kasvillisuustyyppikohtaisissa malleissa polynomitermejä ei testattu pieniin aineistoihin ylisovittumisen vaaran takia, ja vasteet pystyttiin kuvaamaan visuaalisesti arvioituna hyvin ilman polynomitermejä. Sekamallien selittävien muuttujien rakenteen vertailu tehtiin käyttäen suurimman uskottavuuden estimaatteja (*Maximum likelihood*, ML) mallien vertailtavuuden mahdollistamiseksi, mutta mallinnustulokset on esitetty rajoitetuilla suurimman uskottavuuden estimaateilla (*Restricted maximum likelihood*, REML) (Verbyla, 2019). Mallien selityskyky on ilmoitettu marginaalisena selityskykynä ( $R^2_m$ ), joka kertoo selittävien muuttujien selityskyvystä, ja kokonaisselityskykynä ( $R^2_c$ ), joka kertoo selittävien ja sekamuuttujien kokonaisselityskyvystä (Nakagawa & Schielzeth, 2013). Malleille on lisäksi laskettu luottamusvälit käyttäen bootstrap-menetelmää, jossa malli sovitettiin 1000 eri osa-aineistoon (Novkaniza, Notodiputro, & Sartono, 2018). Mallinnustulosta arvioitiin mallien ennusteiden ja mitattujen arvojen yhteyttä kuvaavilla hajontakuvaajilla ja mallien residuaalien jakautumista residuaalien ja ennustettujen arvojen jakautumista kuvaavilla residuaalikuvaajilla. Kaikki analyysit ja mallinnukset tehtiin R-ohjelmassa (R core Team 2020, versiot 3.6.2 ja 4.0.3), ja käytetyt R-ohjelman paketit on listattu liitteissä (Liite 2).



Kuva 6. Käytettyjen sekamallien osat ja muuttujien valinnassa käytetyt kriteerit muuttujakohtaisissa, muuttujaryhmäkohtaisissa ja yleismalleissa. Mallinnukset on tehty koko aineistolle ja eri kasvillisuustyypeille (oikea yläkulma), ja kasvillisuustyyppinä kuvaavan laatikon koko kertoo havaintojen määrästä kasvillisuustyyppissä: 1=karukko (60 kpl), 2=niittymäinen (85 kpl), 3=maanmyötäinen varvikko (67 kpl), 4=pystyvarvikko (12 kpl). Malli muodostuu vastemuuttujasta (GPP, ER tai NEE), selittävästä tai selittäivistä muuttujista ja sekamuuttujista, jotka ovat samat kaikissa malleissa (nivaatio ja kampanja, vaihteleva y-akselin leikkauspiste).

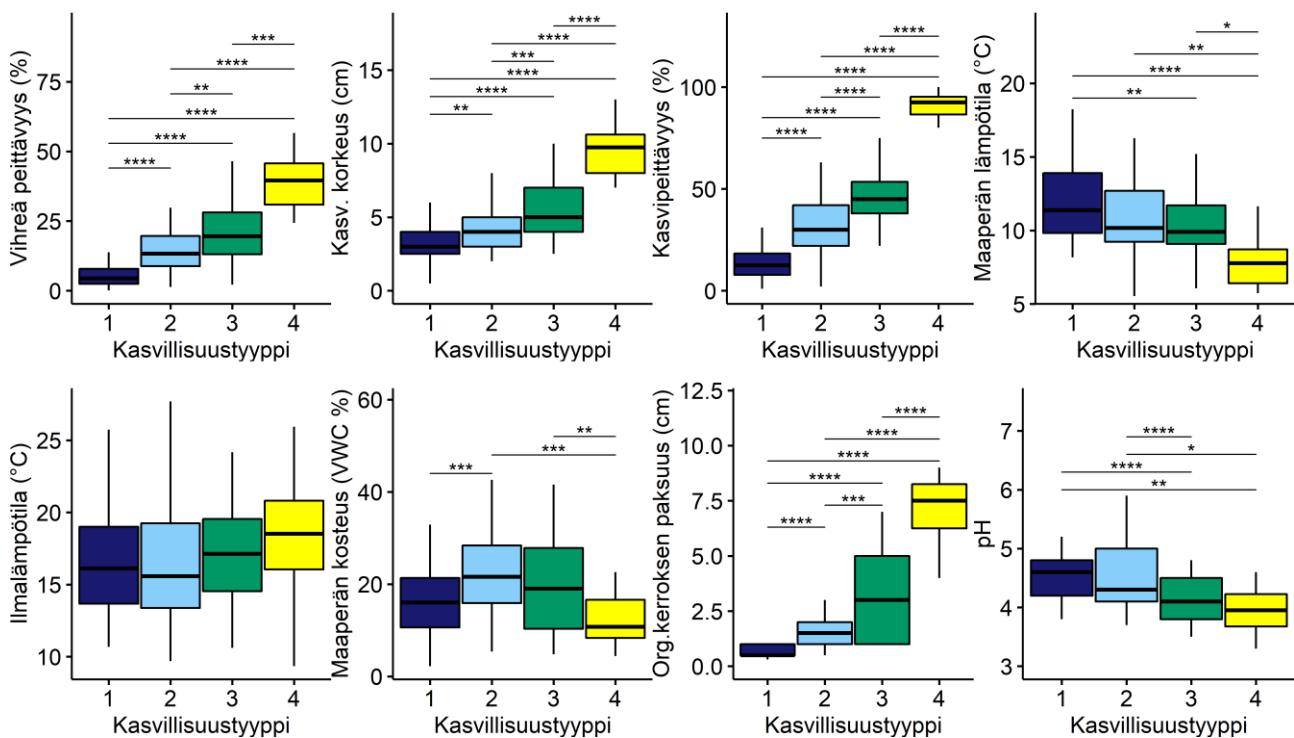
## 5. Tulokset

### 5.1 Ympäristön olosuhteet

Touko- ja kesäkuu 2019 olivat Kilpisjärvellä hieman keskimääräistä lämpimämpiä (1981-2010 havaintojakso), mutta tavallista sateisempia (Pirinen et al., 2012). Lumi sulii tutkimusalueelta nivaatioita lukuun ottamatta tavanomaiseen aikaan kesäkuun puoliväliin mennessä, ja lämmin jakso kesäkuun puolivälissä sulatti useimpien nivaatioiden lumet heinäkuun alkuun mennessä. Kesä 2019 oli lämpöolosuhteiltaan vaihteleva, mutta kuiva. Heinäkuun keskilämpötila oli lähellä keskimääräistä ja elokuu keskimääräistä 1,6 °C lämpimämpi. Heinäkuun sademäärä oli 21,9 mm, mikä oli 51,1 mm keskimääräistä pienempi. Elokuu oli tavallista sateisempi, mutta sateet ajoittuivat loppukuuhun mittauskampanjoiden jälkeen. Mitatut maaperän kosteudet laskivat ensimmäisen mittauskampanjan keskiarvosta 24,3 VWC % kolmannen mittauskampanjan keskiarvoon 15,0 VWC %. Yli 40 VWC % kosteusarvoja mitattiin yksittäisillä pisteillä, ja maaperän kosteuden arvot painottuvat pieniin arvoihin (keskiarvo, ka 19,9 ja keskihajonta, sd 10,21 VWC %, Liite 3). Ilmalämpötila (ka 16,8 ja sd 4,0°C) oli ensimmäisessä kampanjassa keskimäärin 16,0°C, toisessa kampanjassa 20,1°C ja kolmannessa kampanjassa 13,8°C maaperän lämpötilan (ka 10,8 ja sd 2,6°C) seurattessa ilmalämpötiloja. Kasvillisuuden peittävyys vaihteli tutkimuspisteillä lähes paljaan maan pisteistä 100% kasvipeittävyyteen (ka 35 % ja sd 23 %) vihreän peittävyyden arvojen vaihdellessa 0 – 57 % välillä (ka 15,7 % ja sd 12,1 %). Orgaanisen kerroksen paksuus vaihteli 0,3 – 9,0 cm välillä (ka 2,2 cm ja sd 2,1 cm) ja maaperän pH 3,3 – 5,9 välillä (ka 4,4 ja sd 0,5).

Kasvillisuustyypit erosivat kasvillisuuden määrältään sekä useiden olosuhteiden suhteen toisistaan, ja osa eroista oli tilastollisesti merkitseviä. Maaperä oli keskimäärin kosteinta niittymäisissä ympäristöissä ja maanmyötäisessä varvikossa (ka 23,2 ja sd 10,5; ka 19,9 ja sd 10,5 VWC % järjestyksessä) ja kuivinta pystyvarvikossa (ka 12,2 ja sd 6,2 VWC %). Maaperän kosteusolosuhteissa oli kasvillisuustyyppien välillä tilastollisesti merkitseviä eroja ( $F_{3,54}=10,9$ ;  $p<0,000$ ), mutta karukon ja maanmyötäisen varvikon ( $p=0,218$ ), karukon ja pystyvarvikon ( $p=0,165$ ) sekä niittymäisen ja maanmyötäisen varvikon ( $p=0,219$ ) väliset erot eivät olleet tilastollisesti merkitsevät (Kuva 7, Liite 4). Maaperän lämpötila oli pystyvarvikossa 8,0°C, maanmyötäisessä varvikossa 10,4°C, niittymäisissä ympäristöissä 10,8°C ja karukossa 11,8°C. Maaperän lämpötilan keskihajonta kasvillisuustyyppien sisällä oli noin 2°C. Kasvillisuustyyppien välillä oli maaperän lämpötilassa tilastollisesti merkitseviä eroja ( $F_{3,220}=9,2$ ;  $p<0,000$ ), joista niityn ja karukon ( $p=0,063$ ) sekä niityn ja maanmyötäisen varvikon ( $p=0,785$ ) väliset erot eivät kuitenkaan olleet tilastollisesti merkitseviä.

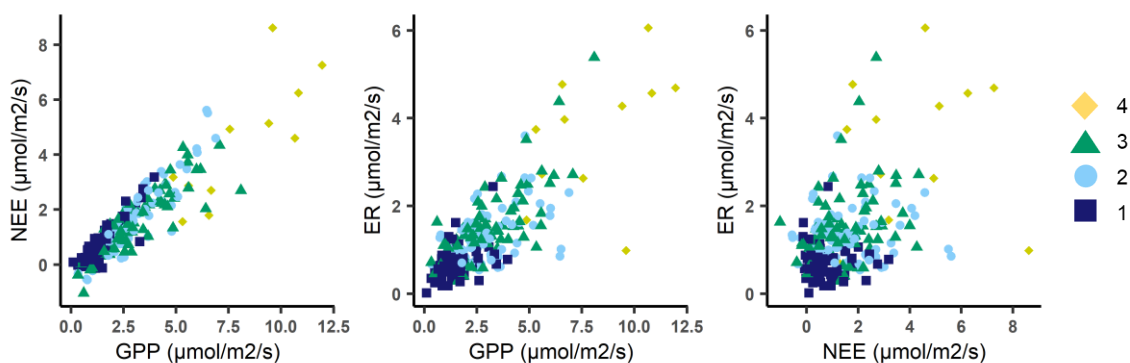
(Kuva 7, Liite 5). Ilmalämpötilan suhteen kasvillisuustyytit eivät eronneet toisistaan tilastollisesti merkitsevästi ( $F_{3,220}=1,6$ ;  $p=0,182$ ). Kasvipeittävyys oli pystyvarvikossa keskimäärin 91 % (sd 7 %), maanmyötäisissä varvikoissa 49 % (sd 16 %), niittymäisissä ympäristöissä 32 % (sd 14 %) ja karukoissa 13 % (sd 7 %) erojen ollessa tilastollisesti merkitsevät kaikkien kasvillisuustyyppien välillä ( $F_{3,54}=428,0$ ;  $p<0,000$ ). Orgaanisen kerroksen paksuus oli pystyvarvikossa keskimäärin 7,2 cm (sd 2,0 cm), maanmyötäisessä varvikossa 3,1 cm (sd 1,9 cm), niittymäisissä ympäristöissä 2,0 cm (sd 1,5 cm) ja karukossa 0,7 cm (sd 0,5 cm). Orgaanisen kerroksen paksuuden erot olivat tilastollisesti merkitseviä kaikkien kasvillisuustyyppien välillä ( $F_{3,45}=80,7$ ;  $p<0,000$ ). Maaperän pH oli karukoissa ja niittymäisissä ympäristöissä 4,5 (sd 0,6; sd 0,4), maanmyötäisessä varvikossa 4,1 (sd 0,4) ja pystyvarvikossa 4,0 (sd 0,5). Kasvillisuustyyppien välillä oli tilastollisesti merkitseviä eroja pH:n suhteen ( $F_{3,48}=17,6$ ;  $p<0,000$ ), mutta erot varvikkotyyppien ( $p=0,736$ ) ja karukon ja niittymäisen ( $p=0,999$ ) välillä eivät olleet tilastollisesti merkitseviä.



Kuva 7. Ympäristömuuttujien vaihtelu kasvillisuustyypeittäin. Kasvillisuustyyppien (1= karukko, 2=niittymäinen, 3=maanmyötäinen varvikko, 4=pystyvarvikko) väliset tilastollisesti merkitsevät erot Tukeyn testissä tai Games Howellin testissä on merkitty tähdillä (\*= $p$ -arvo  $< 0,05$ ; \*\*= $p$ -arvo  $< 0,01$ ; \*\*\*= $p$ -arvo  $< 0,001$ , \*\*\*\*= $p$ -arvo  $< 0,0001$ ). Käytetty testi ilmenee liitteissä (Liitteet 4-5).

## 5.2 Hiilidioksidivuot

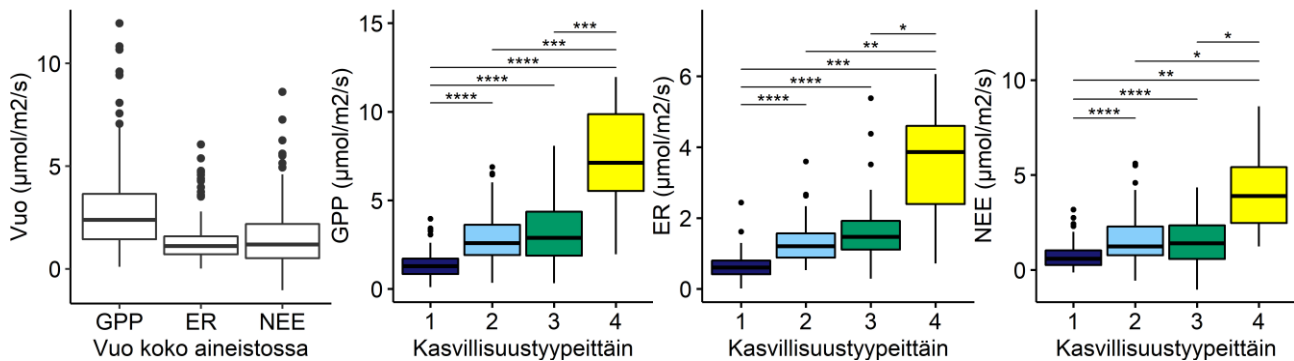
GPP vaihteli  $0,1 - 12,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  välillä, ER  $0 - 6,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  välillä ja NEE  $-1,0 - 8,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  välillä. Negatiivinen NEE-arvo viittaa hiilidioksidin nettolähteeseen. NEE oli 93,8 %:ssa mittauksista positiivinen, ja painottui pieniin positiivisiin arvoihin (ka  $1,5$  ja sd  $1,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Negatiivisia NEE-arvoja mitattiin kaikissa mittauskampanjoissa ja niitä yhdisti kostea maaperä ja pieni vihreä peittävyys. Puolella hiilidioksidin nettolähteinä olleista pisteistä kasvoi ainavihantia varpuja. NEE:n mittauskampanjakohtainen keskiarvo kasvoi loppukesää kohti ER:n ollessa keskimäärin pienin loppukesän kampanjassa ja suurin keskikesän mittauskampanjassa. GPP:n kampanjakohtainen keskiarvo oli pienin alkukesän kampanjassa ja suurin keskikesän kampanjassa. Vuot painoutuivat pieniin arvoihin siten, että ER vaihteli GPP:tä ja NEE:tä vähemmän. GPP korreloi NEE:n kanssa ( $0,90$ ;  $p < 0,000$ ) ja ER:n kanssa ( $0,78$ ;  $p < 0,000$ ) (Kuva 8). ER:n ja NEE:n välillä oli myös tilastollisesti merkitsevä korrelaatio ( $0,48$ ;  $p < 0,000$ ).



Kuva 8. Voiden vaihtelu aineistossa suhteessa toisiinsa. Vuot on värjätty ja muotoiltu kasvillisuustyypin mukaan (1=karukko, 2=niittymäinen, 3=maanmyötäinen varvikko, 4=pystyvarvikko). Negatiivinen NEE viittaa hiilidioksidin nettolähteeseen ekosysteemistä ilmakehään.

Vuot vaihtelivat aineistossa kasvillisuustyyppien välillä siten, että pystyvarvikossa GPP oli keskimäärin  $7,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ER  $3,4$  ja NEE  $4,2$  (Kuva 9). Maanmyötäisessä varvikossa GPP oli keskimäärin  $3,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ER  $1,6$  ja NEE  $1,6$ . Niittymäisillä pisteillä arvot olivat seuraavasti; GPP  $2,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ER  $1,3$  ja NEE  $1,6$  sekä karukoissa GPP  $1,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ER  $0,7$  ja NEE  $0,9$ . Karukko ja pystyvarvikko erosivat kaikilta voiltaan tilastollisesti merkitsevästi toisistaan niittymäisistä pisteistä ja maanmyötäisestä varvikosta (GPP:  $F_{3,48} = 17,6$ ;  $p < 0,000$ ; ER:  $F_{3,48} = 17,6$ ;  $p < 0,000$ ; NEE:  $F_{3,48} = 17,6$ ;  $p < 0,000$ ) (Liite 4). Ero niittymäisten pisteiden sekä matalien varvikoiden vöiden välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevä GPP:n ( $p = 7,310$ ) ja NEE:n ( $p = 0,999$ ) osalta.

Korrelaatiot voidaan välillä eri kasvillisuustyypeissä olivat pienempiä kuin koko aineistossa. GPP:n ja NEE:n sekä GPP:n ja ER:n välillä oli vähintään 0,01-tasolla tilastollisesti merkitsevä korrelaatio kaikissa kasvillisuustyypeissä pystyvarvikon GPP:n ja ER:n korrelaatiota lukuun ottamatta. ER ja NEE korreloivat tilastollisesti merkitsevästi vain maanmyötäisessä varvikossa.



Kuva 9. Voiden vaihtelu koko aineistossa ja kasvillisuustyypeittäin (1=karukko, 2=niittymäinen, 3=maanmyötäinen varvikko, 4=pystyvarvikko). Kasvillisuustyyppien väliset tilastollisesti merkitsevät erot Games Howellin testissä on merkitty tähdillä (\*= $p$ -arvo < 0,05; \*\*= $p$ -arvo < 0,01; \*\*\* = $p$ -arvo < 0,001, \*\*\*\*= $p$ -arvo < 0,0001).

### 5.3 Selittävien muuttujien korrelaatio

Mikroilmastomuuttujista maaperän lämpötilan ja ilmalämpötilan välinen tilastollisesti merkitsevä Pearsonin korrelaatio ( $P$ ) oli koko aineistossa 0,65 ( $p < 0,000$ ) maaperän kosteuden korreloidessa tilastollisesti merkitsevästi ja negatiivisesti maaperän lämpötilan kanssa (-0,20;  $p = 0,002$ ;  $P$ ) (Liite 6). Kasvillisuustyypeissä maaperän lämpötilan ja kosteuden korrelaatio oli osin tilastollisesti merkitsemätön (1 karukko: -0,22;  $p = 0,091$ ; 2 niittymäinen: -0,24;  $p = 0,025$ ; 3 maanmyötäinen varvikko: -0,29;  $p = 0,019$ ; 4 pystyvarvikko: 0,21;  $p = 0,517$ ;  $P$ ). Maaperän lämpötila ja ilmalämpötila korreloivat positiivisesti eri kasvillisuustyypeissä (1: 0,83;  $p < 0,000$ ; 2: 0,61;  $p < 0,000$ ; 3: 0,69;  $p < 0,000$ ; 4: 0,25;  $p = 0,425$ ;  $P$ ), ja korrelaatiot olivat pystyvarvikkoa lukuun ottamatta tilastollisesti merkitsevät. Kasvillisuuden korkeus kasvoi koko aineistossa kasvipeittävyuden (0,70;  $p < 0,000$ ;  $P$ ) ja vihreän peittävyuden (0,65;  $p < 0,000$ ;  $P$ ) kasvaessa, ja myös eri kasvillisuustyypeissä muuttujat korreloivat positiivisesti, mutteivat aina tilastollisesti merkitsevästi. Kasvipeittävyys ja vihreä peittävyys korreloivat positiivisesti koko aineistossa (0,76;  $p < 0,000$ ;  $P$ ), karukossa (0,61;  $p < 0,000$ ;  $P$ ) ja niittymäisissä ympäristöissä (0,61;  $p < 0,000$ ;  $P$ ) ja varvikkotyypeissä (3: 0,39;  $p < 0,001$ ; 4: 0,39;  $p = 0,213$ ;  $P$ ). Maaperän pH:n ja orgaanisen kerroksen paksuuden välinen Spearmanin korrelaatio oli Pearsonin korrelaatiota suurempi koko aineistossa (-0,32;  $p < 0,000$ ;  $P$ ; -0,42;  $p < 0,000$ ;  $S$ ).



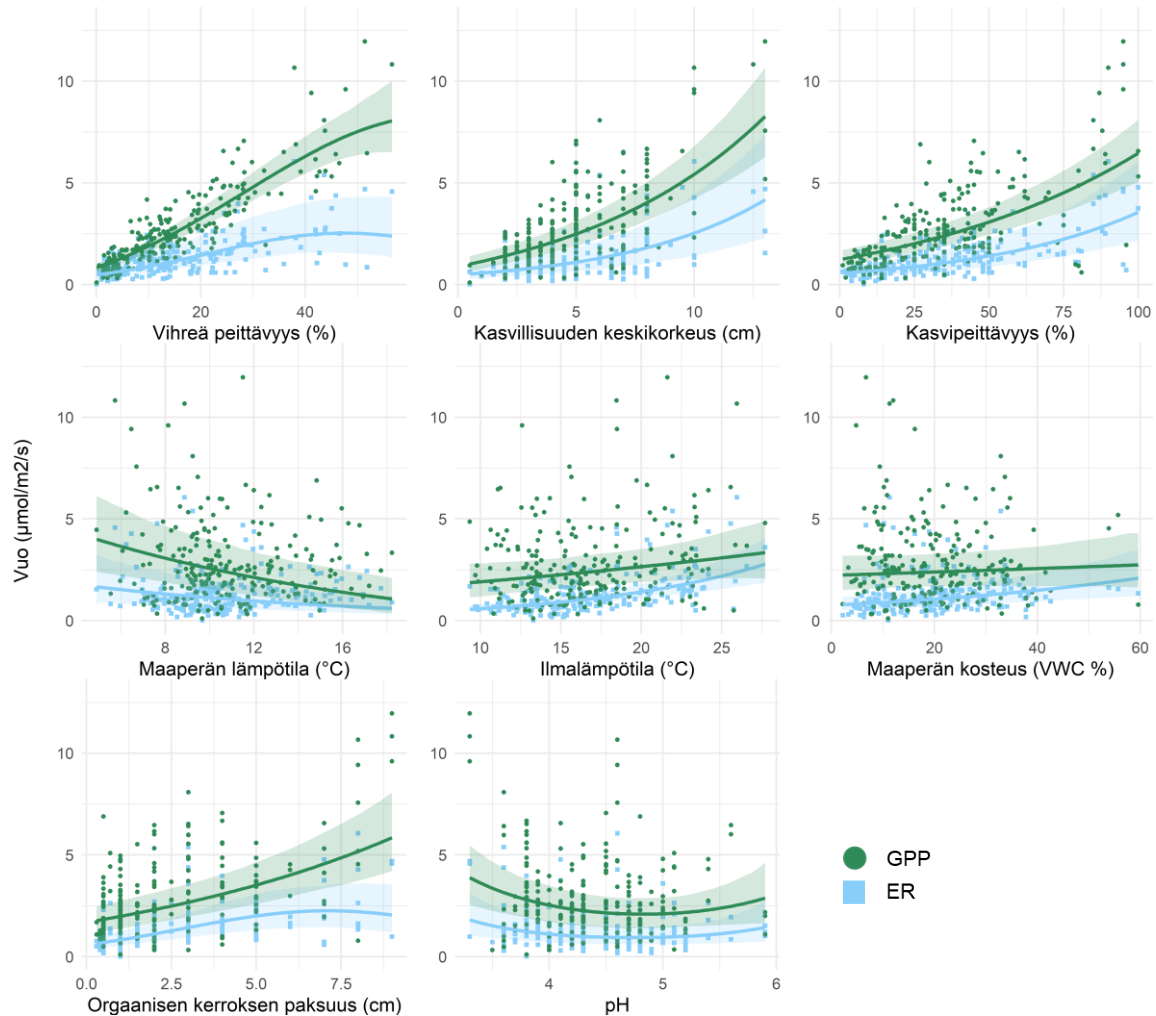
Kasvillisuustyypeissä korrelaatiot maaperämuuttujien välillä eivät olleet tilastollisesti merkitseviä. Orgaanisen kerroksen paksuuden ja kasvipeittävyys välillä oli tilastollisesti merkitsevä positiivinen korrelaatio koko aineistossa ( $0,67$ ;  $p < 0,000$ ;  $P$ ). Kasvillisuustyypeissä muuttujien välinen korrelaatio oli tilastollisesti merkitsemätön, mutta pystyvarvikossa korrelaatio orgaanisen kerroksen paksuuden ja kasvillisuuden korkeuden välillä oli tilastollisesti merkitsevä ( $0,73$ ;  $p = 0,008$ ;  $P$ ).

## 5.4 Mallinnustulokset

### 5.4.1 Hiilidioksidivoitoa selittävät tekijät koko aineistossa

Kasvillisuuden määrästä kertovana muuttujana GPP:n, ER:n ja NEE:n yleismalleissa oli vihreä peittävyys (Taulukko 3), joka oli yhteydessä suurempiin voihin ja hiilidioksidin nettonieluun. GPP:n yleismalliin ( $R^2_m/R^2_c = 0,77/0,81$ ) vihreä peittävyys sisältyi ainoana selittävänä muuttujana. NEE:n yleismalliin ( $R^2_m/R^2_c = 0,61/0,75$ ) sisältyivät vihreän peittävyyden lisäksi ilmalämpötila ja orgaanisen kerroksen paksuus, jotka olivat yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettolähteeseen (Liite 7). ER:n yleismalliin ( $R^2_m/R^2_c = 0,66/0,75$ ) sisältyivät vihreän peittävyyden lisäksi ilmalämpötila, maaperän kosteus ja orgaanisen kerroksen paksuus, jotka kaikki olivat yhteydessä suurempaan vuohon. Vihreä peittävyys selitti GPP:n, ER:n ja NEE:n vaihtelua myös voiden kasvillisuusmuuttujamalleissa ( $R^2_m/R^2_c = \text{GPP: } 0,77/0,81$ ; ER:  $0,36/0,67$ ; NEE:  $0,56/0,70$ ) (Liite 8). Mikroilmastomuuttujista maaperän lämpötila sisältyi ainoana muuttujana GPP:n mikroilmastomuuttujamalliin ( $R^2_m/R^2_c = 0,10/0,58$ ), jossa maaperän lämpötilan kasvaessa GPP pieneni. Ilmalämpötila sekä maaperän kosteus taas sisältyivät ER:n mikroilmastomalliin ( $R^2_m/R^2_c = 0,31/0,51$ ), jossa suurempi ilmalämpötila ja maaperän kosteus olivat yhteydessä suurempaan vuohon. Maaperän lämpötila, joka oli yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettolähteeseen, sisältyi NEE:n mikroilmastomalliin ( $R^2_m/R^2_c = 0,06/0,52$ ) ainoana selittävänä muuttujana. Maaperänmuuttujamalleissa orgaanisen kerroksen paksuus selitti GPP:n, ER:n ja NEE:n vaihtelua ainoana muuttujana ( $R^2_m/R^2_c = \text{GPP: } 0,20/0,51$ ; ER:  $0,30/0,62$ ; NEE:  $0,08/0,46$ ), ja orgaanisen kerroksen paksuuden kasvaessa vuot ja hiilidioksidin nettonielu kasvoivat. Muuttujakohtaisten mallien selityskyvyt vaihtelivat riippuen vuosta kasvillisuusmuuttujien selittäessä GPP:n ja NEE:n vaihtelua ER:ää paremmin, ja mikroilmastomuuttujien selittäessä ER:n vaihtelua GPP:tä ja NEE:tä paremmin (Liite 8). Muuttujakohtaisten mallien vasteet olivat pääosin samansuuntaiset yleismalleissa ja muuttujaryhmäkohtaisissa malleissa havaittujen vasteiden kanssa (Kuva 10, Liite 9), mutta orgaanisen kerroksen paksuuden ER-vasteen kulmakerroin oli yleismallissa pienempi ja NEE-vaste yleismallissa negatiivinen (suurempi hiilidioksidin nettolähde orgaanisen kerroksen paksuuden kasvaessa) muuttujakohtaisen mallin positiivisen vasteen sijaan. Sekamuuttujien selityskyvyn osuus

mallien kokonaisselityskyvystä oli suuri muuttujakohtaisissa ja muuttujaryhmäkohtaisissa malleissa marginaalisen selityskyvyn ollessa pieni. Vasteiden luottamusväleissä oli eroja riippuen selitettävästä vuosta ja selittävistä muuttujista (Taulukko 3, Kuva 10).

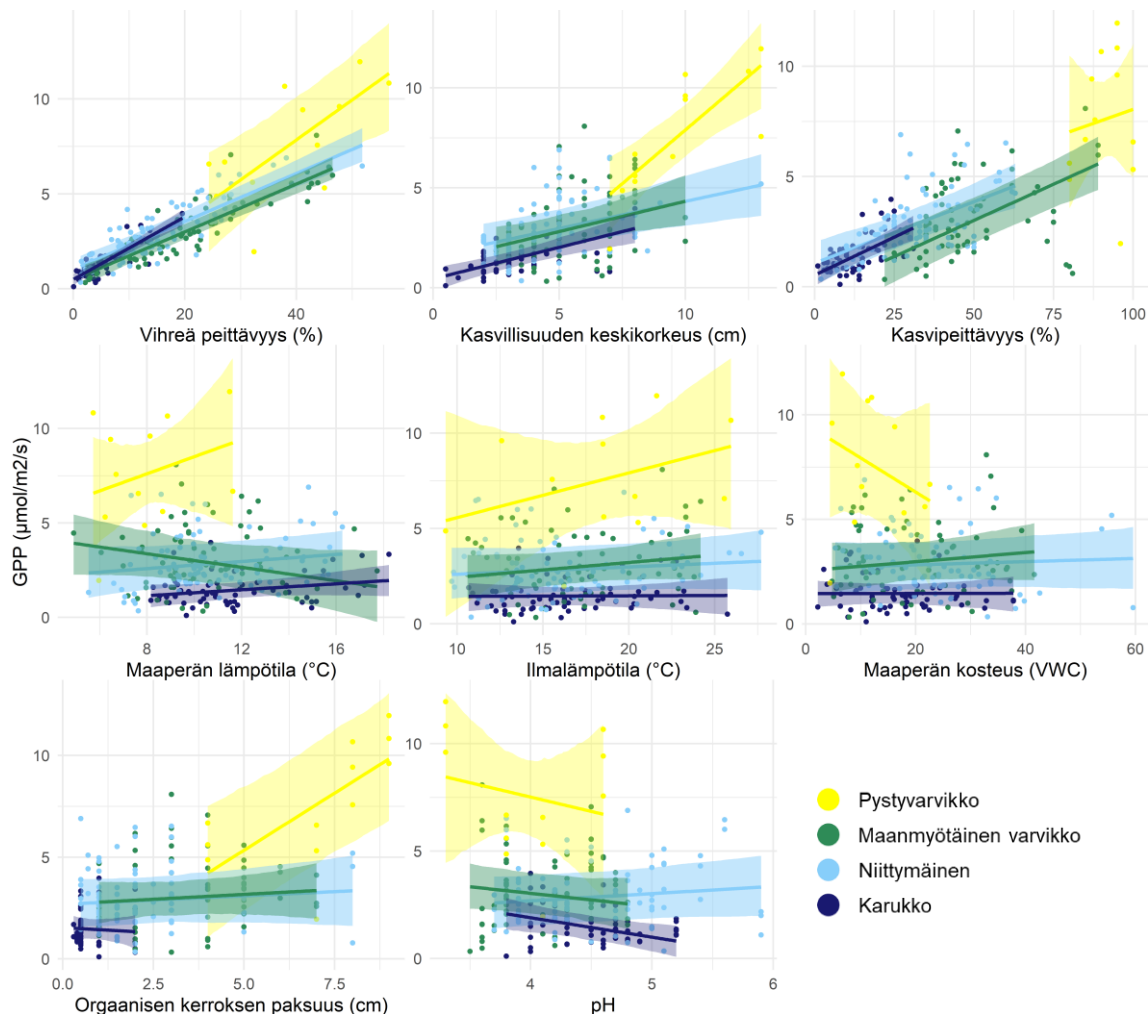


Kuva 10. Kasvillisuus- mikroilmasto- ja maaperämuuttujien vasteet perustuotantoon (GPP) ja ekosysteemi- respirationiin (ER) muuttujakohtaisissa malleissa koko aineistossa. Mallinnustulokset on muunnettu takaisin alkuperäiseen yksikköön logaritimuunnetuista. Orgaanisen kerroksen paksuuden ER-vaste on yleismallissa loivempi, mutta muuten muuttujakohtaisten mallien vasteiden suunta ja voimakkuus eivät selvästi poikkea yleismalleissa havaituista. Muuttujakohtaisten mallien selityskyvyt (Liite 8) ja NEE-vasteet (Liite 9) on esitetty liitteissä.

#### 5.4.2 Hiilidioksidivoita selittävät tekijät kasvillisuustyypeissä

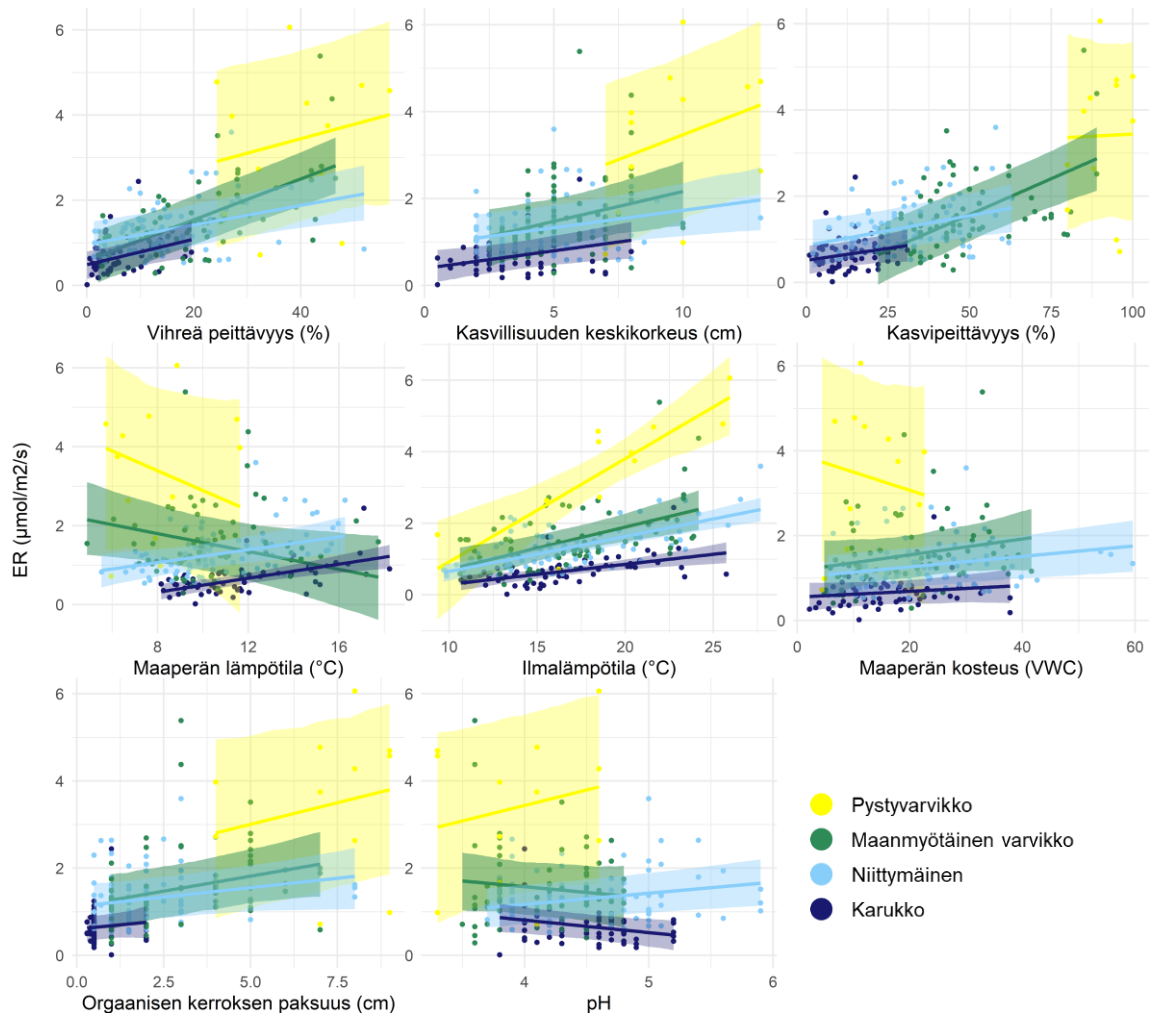
Kasvillisuustyyppikohtaisissa yleismalleissa ( $R_{2m}/R_{2c}=1$ : 0,72/0,79; 2: 0,66/0,78; 3: 0,77/0,84; 4: 0,59/0,65) karukon, niittymäisten ympäristöjen ja maanmyötäisen varvikon GPP:n vaihtelua selitti vihreä peittävyys ja pystyvarvikon GPP:n yleismallissa kasvillisuuden korkeus ainoina selittävinä

muuttujina (Taulukko 3). Samat muuttujat selittivät GPP:n vaihtelua kasvillisuustyyppien kasvillisuusmuuttujamalleissa (Liite 8), ja suurempi vihreä peittävyys tai kasvillisuuden korkeus oli yhteydessä suurempaan GPP:hen. Maaperän lämpötila sisältyi ainoana muuttujana karukon, niittymäisen ympäristön ja maanmyötäisen varvikon GPP:n mikroilmastomuuttujamalliin ( $R^2_m/R^2_c=1: 0,06/0,29; 2: 0,03/0,49; 3: 0,05/0,59$ ) vasteen suunnan vaihdellessa kasvillisuustyyppien välillä. Pystyvarvikon mikroilmastomallissa ( $R^2_m/R^2_c=0,12/0,24$ ) GPP:n vaihtelua selitti ilmalämpötila, jonka vaste GPP:hen oli positiivinen. Karukon, niittymäisten ympäristöjen ja maanmyötäisen varvikon maaperämuuttujamalliin ( $R^2_m/R^2_c=1: 0,12/0,55; 2: 0,01/0,51; 3: 0,02/0,55$ ) maaperän pH sisältyi ainoana muuttujana. Pystyvarvikossa orgaanisen kerroksen paksuus oli maaperämallissa ( $R^2_m/R^2_c=0,35/0,99$ ) toisena selittäjänä pH:n lisäksi. Muuttujakohtaisten mallien vasteet vastasivat yleismallien ja muuttujaryhmäkohtaisten mallien vasteita lukuun ottamatta pystyvarvikon maaperämuuttujamallin pH-vastetta, joka oli positiivinen maaperämuuttujamallissa muuttujakohtaisen mallin negatiivisen vasteen sijaan (Kuva 11). Muuttujakohtaisissa malleissa kasvillisuusmuuttujien marginaaliset selityskyvyt olivat mikroilmasto- ja maaperämuuttujien vastaavia suuremmat ja luottamusvälit pienemmät (Liite 8).



*Kuva 11. Kasvillisuus-, mikroilmasto- ja maaperämuuttujien GPP-vasteet eri kasvillisuustyypeissä muuttujakohtaisissa malleissa. GPP yleismallit ja muuttujaryhmäkohtaiset mallit olivat yksimuuttujaisia pystyvarvikon maaperämuuttujamallia lukuun ottamatta, ja muuttujakohtaisten mallien vasteet vastaavat yksimuuttujaisten yleismallien ja muuttujaryhmäkohtaisten mallien vasteita. Muuttujakohtaisten mallien selityskyvyt on esitetty liitteissä (Liite 8).*

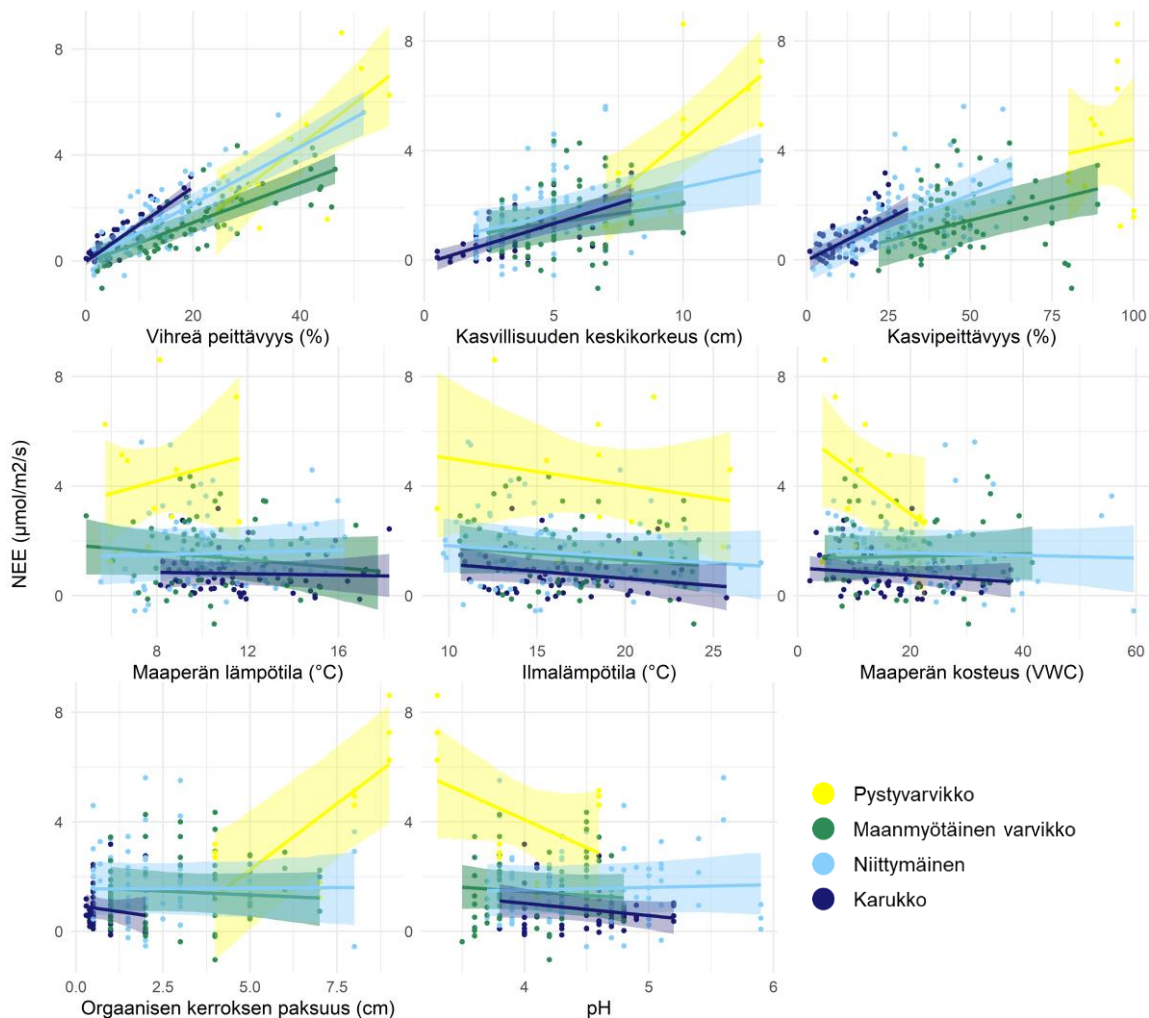
ER:n vaihtelua selitti niittymäisissä ympäristöissä ja maanmyötäisessä varvikossa vihreästä peittävydestä, ilmalämpötilasta sekä maaperän kosteudesta koostuva yleismalli ( $R_{2m}/R_{2c}=2$ : 0,54/0,67; 3: 0,66/0,70) ja pystyvarvikossa ilmalämpötila ainoana muuttujana ( $R_{2m}/R_{2c}=0,68/0,68$ ) (Taulukko 3, Liite 10). Muuttujat olivat malleissa yhteydessä suurempaan ER:ään. Karukossa ER:n vaihtelua selitti maaperän lämpötilasta, maaperän kosteudesta, niiden yhdysvaikutuksesta, vihreästä peittävydestä ja pH:sta koostuva yleismalli ( $R_{2m}/R_{2c}=0,59/0,61$ ), jossa suurempi vihreä peittävyys, maaperän lämpötila ja kosteus olivat yhteydessä suurempaan ER:ään ja suurempi maaperän pH yhteydessä pienempään ER:ään. Niittymäisten ympäristöjen ja varvikkotyyppien mikroilmastomuuttujamalleissa ( $R_{2m}/R_{2c}=2$ : 0,46/0,65; 3: 0,24/0,50; 4: 0,68/0,68) ilmalämpötila selitti ER:n vaihtelua ainoana mikroilmastomuuttujana. Karukon mikroilmastomallissa ( $R_{2m}/R_{2c}=0,52/0,52$ ) ER:n vaihtelua selittivät maaperän lämpötila, maaperän kosteus ja niiden yhdysvaikutus. Kasvillisuusmuuttujamalleihin ( $R_{2m}/R_{2c}=1$ : 0,09/0,50; 2: 0,11/0,61; 3: 0,36/0,71; 4: 0,07/0,88) sisältyi vihreä peittävyys karukoissa, niittymäisissä ympäristöissä sekä maanmyötäisessä varvikossa ja kasvillisuuden korkeus pystyvarvikossa. Maaperämuuttujista pH sisältyi karukon ja niittymäisen ympäristön maaperämuuttujamalliin ( $R_{2m}/R_{2c}=1$ : 0,07/0,42; 2: 0,05/0,60), ja orgaanisen kerroksen paksuus varvikkotyyppien maaperämuuttujamalleihin ( $R_{2m}/R_{2c}=3$ : 0,08/0,46; 4: 0,04/0,83). Korkeampi maaperän pH:n oli maaperämuuttujamalleissa yhteydessä suurempaan ER:ään niittymäisissä ympäristöissä ja yhteydessä pienempään ER:ään karukoissa orgaanisen kerroksen paksuuden ollessa yhteydessä suurempaan ER:ään. Muuttujakohtaisissa malleissa ilmalämpötila selitti ER:n vaihtelua muita muuttujia paremmin (Liite 8). Muuttujaryhmäkohtaisten tai yleismallien vasteet eivät poikkea selvästi muuttujakohtaisten mallien vasteista (Kuva 12).



Kuva 12. Kasvillisuus-, mikroilmasto- ja maaperämuuttujien ER-vasteet eri kasvillisuustyypeissä muuttujakohtaisissa malleissa. Muuttujakohtaisten mallien vasteet eivät selvästi poikkea muuttujaryhmäkohtaisissa tai yleismalleista havaituista.

NEE:n vaihtelua karukon yleismallissa ( $R^2_m/R^2_c=0,80/0,80$ ) selittivät maaperän lämpötila, maaperän kosteus, niiden yhdysvaikutus, vihreä peittävyys ja orgaanisen kerroksen paksuus, joista vihreä peittävyys oli yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettonieluun muiden ollessa yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettolähteeseen (Taulukko 3, Liite 10). Maanmyötäisen varvikon yleismallissa ( $R^2_m/R^2_c=0,63/0,84$ ) NEE:n vaihtelua selittivät ilmalämpötila, vihreä peittävyys ja orgaanisen kerroksen paksuus, joista vihreä peittävyys oli yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettonieluun. Niittymäisissä ympäristöissä NEE:n vaihtelua selittäneeseen yleismalliin ( $R^2_m/R^2_c=0,59/0,80$ ) sisältyi ainoana muuttujana vihreä peittävyys ja pystyvarvikon yleismalliin ( $R^2_m/R^2_c=0,31/0,99$ ) orgaanisen kerroksen paksuus ja pH. Muuttujien arvojen kasvaessa hiilidioksidin nettonielu kasvoi. Karukossa, niittymäisissä ympäristöissä ja maanmyötäisessä varvikossa kasvillisuusmuuttujamalliin ( $R^2_m/R^2_c=1: 0,72/0,72; 2: 0,59/0,80; 3: 0,58/0,79$ ) sisältyi

vihreä peittävyys ja pystyvarvikon kasvillisuusmuuttujamalliin ( $R^2_m/R^2_c=0,44/0,63$ ) kasvillisuuden korkeus. Mikroilmastomalleihin ( $R^2_m/R^2_c=1$ : 0,06/0,47; 2: 0,02/0,54; 3: 0,02/0,64; 4: 0,14/0,37) sisältyi ilmalämpötila karukossa ja niittymäisissä ympäristöissä, maaperän lämpötila maanmyötäisessä varvikossa ja maaperän kosteus pystyvarvikossa. Muuttujat olivat yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettolähteeseen. Maaperämuuttujamalleissa ( $R^2_m/R^2_c=1$ : 0,05/0,47; 2: 0,00/0,53; 0,01/0,64; 0,31/0,99) NEE:n vaihtelua selitti pH karukossa, niittymäisissä ympäristöissä sekä maanmyötäisessä varvikossa ja orgaanisen kerroksen paksuus sekä pH pystyvarvikossa. Muuttujakohtaisissa malleissa NEE:n vaihtelua selittivät kasvillisuusmuuttujat muita muuttujia paremmin (Liite 8). Muuttujakohtaisten mallien vasteet olivat samansuuntaisia muuttujaryhmäkohtaisissa malleissa ja yleismalleissa havaittujen vasteiden kanssa lukuun ottamatta pystyvarvikon yleismallin ja maaperämuuttujamallin pH:n positiivista NEE-vastetta (Kuva 13). Pystyvarvikon osalta vasteissa ja niiden suunnissa oli muita kasvillisuustyyppejä enemmän epävarmuutta kaikkien voiden osalta. Sekamuuttujien selityskyvyn osuus kokonaisselityskyvystä oli suuri marginaalisen selityskyvyn ollessa pieni vuosta ja mallista riippumatta.



Kuva 13. Kasvillisuus-, mikroilmasto- ja maaperämuuttujien NEE-vasteet eri kasvillisuustyypeissä muuttujakohtaisissa malleissa. Negatiivinen NEE viittaa hiilidioksidin lähteeseen maaperästä ilmakehään. Muuttujakohtaisten mallien vasteet eivät selvästi poikkea yleismalleissa tai muuttujaryhmäkohtaisissa malleissa havaituista vasteista lukuun ottamatta pystyvarvikon yleismallin ja maaperämuuttujamallin pH:n NEE-vastetta, joka oli positiivinen.

Taulukko 3. Yleismallien muuttujat, vasteet ja selityskyky. Koko aineiston ja kasvillisuustyyppien (1=karukko, 2=niittymäinen, 3=maanmyötäinen varvikko, 4=pystyvarvikko) GPP:n, ER:n ja NEE:n vaihtelua selittäneisiin yleismalleihin sisältyneet muuttujat, mallien selityskyky ( $R2_m$  /  $R2_c$ ), muuttujien kulmakertoimet ( $\beta_{selit.}$ ) ja luottamusvälit ( $CI_{2,5}$  ja  $CI_{97,5}$ ). Merkinnät: += Sekamuuttujan/sekamuuttujien suhteen ei varianssia, ++=vuo logaritimuunnettu (GPP:  $\log(x+1)$ , ER:  $\log$ , NEE:  $\log(x + 2)$ ), +++=selittävien muuttujien arvot keskitetty.

Yleismallit GPP	Koko aineisto ++		1		2		3		4	
	$\beta_{selit.}$	$CI_{2,5}$ $CI_{97,5}$	$\beta_{selit.}$	$CI_{2,5}$ $CI_{97,5}$	$\beta_{selit.}$	$CI_{2,5}$ $CI_{97,5}$	$\beta_{selit.}$	$CI_{2,5}$ $CI_{97,5}$	$\beta_{selit.}$	$CI_{2,5}$ $CI_{97,5}$
Vihreä peittävyys	5,96	5,57 6,37	0,165	0,139 0,190	0,13	0,11 0,15	0,13	0,11 0,14		
Vihreä peittävyys (poly 2)	-1,05	-1,49 -0,66								
Kasvillisuuden korkeus									1,07	0,61 1,58
$R2_m$ / $R2_c$	0,77/0,81		0,72/0,79		0,66/0,78		0,77/0,84		0,59/0,65	
Yleismallit ER	Koko aineisto ++		1 +++		2		3		4	
Maaperän lämpötila			0,09	0,06 0,12						
Ilmalämpötila	0,06	0,04 0,08			0,09	0,06 0,11	0,11	0,07 0,15	0,29	0,16 0,43
Maaperän kosteus	0,01	0,01 0,02	0,03	0,02 0,03	0,01	0,00 0,02	0,03	0,01 0,04		
Maaperän lämpötilan ja kosteuden yhdysvaikutus			0,01	0,00 0,01						
Vihreä peittävyys	4,79	3,85 5,57	0,02		0,02	0,01 0,03	0,05	0,04 0,06		
Vihreä peittävyys (poly2)	-1,08	-1,84 - 0,31								
Orgaanisen kerroksen paksuus	2,05	1,12 2,97								
Orgaanisen kerroksen paksuus (poly 2)	-0,96	-1,70 - 0,24								
pH			-0,26	-0,44 -0,06						
$R2_m$ / $R2_c$	0,66/0,75		0,59/0,61 +		0,54/0,67		0,66/0,70		0,68/0,68 +	

Yleismallit NEE	Koko aineisto ++		1 +++	2	3	4
Maaperän lämpötila			-0,04	-0,08 0,00		
Ilmalämpötila	-0,02	-0,03 - 0,01			-0,09	-0,17 -0,02
Maaperän kosteus			-0,01	-0,03 - 0,00		
Maaperän lämpötilan ja kosteuden yhdysvaikutus			-0,01	-0,01 - 0,00		
Vihreä peittävyys	0,03	0,02 0,03	-0,04	-0,08 - 0,00	0,11	0,09 0,13
Orgaanisen kerroksen paksuus	-0,02	-0,04 -0,01	-0,23	-0,49 -0,13		-0,13
pH						
R2 <sub>m</sub> / R2 <sub>c</sub>	0,61/0,75		0,80/0,80 +	0,59/0,80	0,63/0,84	0,31/0,99 +

## 6. Tulosten tarkastelu

### 6.1 Hiilidioksidivoiden vaihtelu

Mitatut hiilidioksidivuot ovat verrattavissa aiemmin tundralla mitattuihin voihin, joskin vuot painottuvat pienempiin arvoihin (Dagg & Lafleur, 2011; Sørensen et al., 2018; Sørensen et al., 2019). Erityisesti ER-arvot olivat pieniä (Nobrega & Grogan, 2008; Sørensen et al., 2018; Strimbeck et al., 2019), ja suuria ER-arvoja mitattiin vain yksittäisissä runsaan kasvipeitteen ympäristöissä. Voiden painottumista pieniin arvoihin on edistänyt karujen matalan kasvillisuuden ympäristöjen painottuminen aineistossa. Kuivuus on aiemmin yhdistetty pienempiin ER-voihin (Nobrega & Grogan, 2008), ja kosteusolosuhteiden rooli hajotustoimintaa säätelevänä tekijänä tunnistetaan (Schmidt et al., 2011), joten tutkimuskesänä vallinnut kuivuus voi osin selittää ER:n pientä vaihtelua ja ER:n painottumista pieniin arvoihin. Tutkimuspisteet olivat pääosin hiilidioksidin nettonieluja, ja myös pienen kasvipeitteen ympäristöissä hiilen sidonta oli pääosin ER:ää suurempaa pienestä GPP:stä huolimatta. Tuottoisissa ympäristöissä ei ollut hiilidioksidin nettolähteinä olleita pisteitä, ja hiilidioksidin nettonielu kasvoi aineistossa GPP:n kasvaessa. Myös useissa aiemmissa tutkimuksissa hiilidioksidin nettonielu on ollut suurempi tuottoisissa ympäristöissä (Dagg & Lafleur, 2011; Lafleur et al., 2020), vaikka myös tuottoisten ympäristöjen on havaittu voivan olla hiilidioksidin nettolähteinä kasvukauden aikana ER:n ollessa suuri (Cahoon et al., 2012). GPP vaikutti olevan ER:ää selvemmin yhteydessä NEE:hen voiden korrelaatiota vertaillen, mikä viittaisi GPP:n määrittävän NEE:tä voimakkaammin, kuin ER. Taustalla voi olla osin pieni ER:n vaihtelu suhteessa GPP:hen, mitä kuivuus on voinut edesauttaa. Hajotustoiminta voi myös seurata mittausolosuhteita viiveellä



(Nobrega & Grogan, 2008), mikä on voinut heikentää ER:n yhteyttä GPP:hen ja osin myös NEE:hen kasvillisuuden hiilivaihdon ollessa selvemmin yhteydessä mittaushetken olosuhteisiin.

Runsaan varpukasvillisuuden pystyvarvikossa GPP oli odotetusti suuri (Parker, Subke, & Wookey, 2015; Cahoon et al., 2016; Sørensen et al., 2019), mutta muita kasvillisuustyyppettä suurempi ER heikensi pystyvarvikoiden hiilidioksidin nettonielua suhteessa muihin kasvillisuustyyppisiin. Maamyötäisen varvikon GPP oli verrattavissa kuivan paljakan GPP:hen (Nobrega & Grogan, 2008; Dagg & Lafleur, 2011), mutta etenkin maan myötäisen varvikon ER oli pienempi kuin osassa tutkimuksista (Nobrega & Grogan, 2008; Strimbeck et al., 2019). Niittymäiset pisteet eivät ole ympäristöinä täysin verrattavissa useiden tutkimusten niittyihin pienemmän maaperän kosteuden, kasvipeitteen ja orgaanisen aineksen määrän takia, ja myös GPP ja ER olivat tutkimuksen niittymäisissä ympäristöissä pienempiä (Sørensen et al., 2019; Strimbeck et al., 2019). Karukkojen hiilidioksidivoita on tutkittu vähemmän (Virkkala et al., 2018), mutta vuot olivat odotetusti pieniä vähäisen kasvillisuuden ja orgaanisen aineksen määrän takia. Pienestä hiilen sidonnasta huolimatta karukot eivät pääosin olleet hiilidioksidin nettolähteitä. Suurimmat hiilidioksidin nettolähteet olivat vihreältä peittävyydeltään pieniä, mutta kosteita maanmyötäisiä varvikoita tai niittymäisiä ympäristöjä. Suuremman maaperän kosteuden yhteys hiilidioksidin nettolähteeseen viittaa kosteusolosuhteiden rooliin NEE:n säätelijöinä erityisesti, kun GPP on pieni, kuten se tutkimuksen hiilidioksidin nettolähteinä olleissa ympäristöissä oli.

## **6.2 Tundran hiilidioksidivoita säätelevät tekijät**

### **6.2.1 Kasvillisuuden määrä**

Kasvillisuuden määrää kuvaavat muuttujat olivat tärkeitä voiden vaihtelua selittäviä tekijöitä. Kasvillisuuden määrä kasvillisuuden peittävydessä, vihreässä peittävydessä ja kasvillisuuden korkeudessa mitattuna oli yhteydessä suurempaan GPP:hen, ER:ään ja NEE:hen (hiilidioksidin nettonielu). Kasvillisuuden määrästä kertovat muuttujat selittivät voiden vaihtelua hyvin muuttujakohtaisissa malleissa, ja yhteyttävän kasvillisuuden peittävydestä kertova vihreä peittävyys oli mukana voiden vaihtelua selittäneissä yleismalleissa. Kasvillisuuden määrältään vaihtelevalla tutkimusalueella kasvillisuuden määrän yhteys voihin oli odotettu (Boelman et al., 2003; Street et al., 2007), vaikka NEE:n yhteys kasvillisuuden määrään oli melko voimakas (Boelman et al., 2003; La Puma et al., 2007). Voimakkaimmin kasvillisuuden määrä oli yhteydessä GPP:hen, jonka yleismallissa kasvillisuuden vihreä peittävyys selitti GPP:n vaihtelua ainoana muuttujana. Kasvillisuuden määrän yhteys GPP:hen on hyvin tunnettu, ja esimerkiksi erilaiset

kasvillisuusindeksit, kuten NDVI (*Normalized difference vegetation index*, NDVI) ja LAI (*Leaf area index*, LAI), sekä biomassan määrä ovat useissa eri puolilla Arktista tehdyissä tutkimuksissa selittäneet GPP:n vaihtelua hyvin (Boelman et al., 2003; Street et al., 2007; Sørensen et al., 2019). Kasvillisuuden koostumus voi kuitenkin vaikuttaa kasvillisuuden määrän ja GPP:n välisen yhteyden voimakkuuteen, eivätkä kasvillisuuden määrästä kertovat kasvillisuusindeksit tai biomassan määrä ole aina pystyneet selittämään vaihtelua GPP:ssä (La Puma et al., 2007; Lafleur, Campeau, & Sohee, 2020; Sundqvist et al., 2020). Esimerkiksi NDVI:n ja GPP:n välistä heikkoa yhteyttä on aiemmissa tutkimuksissa selitetty muun muassa ainavihantien varpujen pienemmällä yhteyttämistehokkuudella ja pienellä osuudella ekosysteemin hiilen sidonnasta, minkä takia ainavihantien varpujen määrän muutoksista johtuvilla NDVI:n muutoksilla ei ole ollut yhteyttä GPP:hen (Sundqvist et al., 2020). Kasvillisuuden itseään varjostavan vaikutuksen on myös aiemmin epäilty heikentävän yhteyttä GPP:n ja LAI:ssa mitatun kasvillisuuden määrän välillä varjostusvaikutuksen vaihdellessa riippuen kasvillisuuden koostumuksesta ja määrästä (Fletcher et al., 2012). Kasvillisuuden koostumuksen vaihtelu aineiston sisällä ei kuitenkaan vaikututa luovan suurta hajontaa GPP:n ja vihreän peittävyysindeksin positiiviseen vasteeseen, mikä viittaa kasvillisuuden koostumuksen vähäiseen vaikutukseen.

ER on osin yhteydessä kasvillisuuden määrään, koska kasvillisuuden määrän kasvaessa autotrofinen respiraatio ja kasvillisuuden määrään muun muassa kariketuotannon kautta liittyvä hajotustoiminta kasvattavat kokonaisrespiraatiota (Cahoon et al., 2012; Sørensen et al., 2019). Vaikka kasvillisuuden määrästä kertovat muuttujat selittivät ER:n vaihtelua muuttujakohtaisissa malleissa heikommin, kuin ne selittivät GPP:n ja NEE:n vaihtelua, oli suurempi kasvillisuuden määrä yhteydessä suurempaan ER:ään ja vihreä peittävyys kasvillisuusmuuttujana mukana ER:n vaihtelua selittäneessä yleismallissa. Kasvillisuusmuuttujien muita voita huonompi kyky selittää ER:n vaihtelua, ja hajonta kasvillisuusmuuttujien ja ER:n vasteissa kertovat ER:n vaihtelun taustalla olevan kasvillisuuden määrän lisäksi myös muita tekijöitä. Muuttujakohtaisissa malleissa sekamuuttujina olleet mittauskampanja ja nivaatio auttoivat selittämään muun muassa mikroilmasto-olosuhteiden aiheuttamaa ER:n hajontaa, jota kasvillisuusmuuttujat eivät selittäneet nostoen mallien kokonaisselityskykyä. ER:n vaihtelun on aiemmin havaittu olevan yhteydessä muun muassa lämpöolosuhteisiin (Cahoon et al., 2012; Lafleur et al., 2020), ja kasvillisuuden määrästä riippumattomat hajotustoimintaa sekä autotrofista respiraatiota säätelevät olosuhteet voivat heikentää kasvillisuuden määrän ja ER:n välistä yhteyttä. Kasvillisuuden määrää kuvaavien muuttujien ja ER:n välillä oli kuitenkin yhteys, mikä on linjassa aiempiin tutkimuksiin, joissa ER on ollut yhteydessä esimerkiksi biomassan määrään (Boelman et al., 2003; Sørensen et al., 2019) tai kasvillisuuden

määrästä kertoviin NDVI- ja LAI-kasvillisuusindekseihin (Boelman et al., 2003; Marushchak et al., 2013; Sundqvist et al., 2020).

Koska ER-voihin vaikuttaa kasvillisuuden respiraation lisäksi hajotustoiminnan määrä, ei yhteys kasvillisuuden määrän ja ER:n välillä ole aina selvä hajotustoiminnan määrän vaihdellessa osin riippumatta kasvillisuuden määrästä (La Puma et al., 2007). Kasvillisuuden määrän lisäksi kokonaishiilivaraston ja hajotustoimintaan liittyvien kytkentöjen ymmärtämistä ER:n vaihtelun taustalla on pidetty tärkeänä, eikä esimerkiksi maanpäällisen biomassan määrä ole aina selittänyt ER:n eroja kasvillisuuden koostumukseltaan erilaisten ympäristöjen välillä (Sørensen et al., 2018). Myös kasvillisuuden koostumusta on aiemmissa tutkimuksissa pidetty mahdollisena ER:n vaihtelun taustalla olevista tekijöistä, ja muun muassa kasvillisuustyyppin ja spesifisen lehtialan (*Specific leaf area*, SLA) eli yksipuolisen lehtipinta-alan ja kuivamassan osamäärän on havaittu auttavan selittämään ER:n vaihtelua eri kasvillisuustyypeistä koostuvassa aineistossa (Sørensen et al., 2019). Kasvillisuuden määrää kuvaavan NDVI:n yhteyttä ER:ään ja NEE:hen on aiemmin selitetty autotrofisen respiraation suurella osuudella ER:stä tai hajotustoiminnan määrän ja kasvillisuuden määrän välisellä yhteydellä (Boelman et al., 2003; Marushchak et al., 2013). Heterotrofisen respiraation ollessa pientä tai kytköksissä kasvillisuuden määrään, kasvillisuuden määrän ja ER:n yhteys voi olla selvempi, kuin ympäristössä, jossa ER vaihtelee paljon riippumatta kasvillisuuden määrästä (La Puma et al., 2007). Havaittu yhteys ER:n ja kasvillisuuden määrän välillä voi siten olla seurausta autotrofisen respiraation heterotrofista suuremmasta osuudesta ER:ssä tai siitä, että heterotrofisen respiraation määrä on yhteydessä kasvillisuuden määrään. Kasvillisuuden koostumuksen vaihtelu aineistossa voi lisätä hajontaa ER:n ja kasvillisuuden määrää kuvaavien muuttujien vasteessa ominaisuuksiltaan erilaisten kasvien respiraation määrässä ja sitä säätelevien tekijöiden vaikutuksessa olevien mahdollisten erojen takia (López-Blanco et al., 2018; Strimbeck et al., 2019).

NEE:n vaihtelu oli GPP:n tavoin vahvasti sidoksissa kasvillisuuden määrään, ja kasvillisuusmuuttujat, joista parhaiten vihreä peittävyys, selittivät melko hyvin NEE:n vaihtelua muuttujakohtaisissa malleissa, ja vihreä peittävyys oli mukana NEE:n vaihtelua selittäneessä yleismallissa. NEE:n vaihtelu on liitetty osassa tutkimuksista kasvillisuuden määrään (Boelman et al., 2003; Marushchak et al., 2013), mutta yhteyden voimakkuus on vaihdellut, eivätkä kasvillisuuden määrää kuvaavat muuttujat ole aina pystyneet selittämään NEE:n vaihtelua (Sørensen et al., 2018). Kasvillisuuden määrän ja NEE:n välistä heikkoa yhteyttä on selitetty kasvillisuuden määrän yhtä suurella vaikutuksella ER:ään ja GPP:hen, minkä seurauksena kasvillisuuden määrän yhteys

NEE:hen on ollut heikko (La Puma et al., 2007; López-Blanco et al., 2018). Nyt havaittua yhteyttä NEE:n ja kasvillisuuden määrän välillä on voinut vahvistaa kasvillisuusmuuttujien heikommin selittämän ER:n pienehkö vaihtelu, minkä seurauksena GPP:n vaihtelua selittäneiden kasvillisuusmuuttujien rooli korostuu NEE:n säätelijöinä.

Muuttujakohtaisissa malleissa kasvillisuusmuuttujien välillä oli eroja niiden kyvyssä selittää voiden vaihtelua. Vihreä peittävyys kuvaa yhteyttävän kasvipeittävyuden määrää, kun taas kasvipeittävyudessa on mukana myös yhteyttämisen kannalta vähemmän aktiiviset kasvinosat, kuten varpujen varret ja tummuneet tyviosat (Chapin et al., 2011; Patrignani & Ochsner, 2015). ER:n vaihtelussa aktiivisesti yhteyttävän alan osuudella kasvillisuuden kokonaismäärästä voi olla jossain määrin vähäisempi merkitys, koska kasvillisuuden ominaisuuksista vähemmän kertova kasvipeittävyys selitti ER:n vaihtelua muuttujakohtaisissa malleissa yhtä hyvin kuin vihreä peittävyys. GPP:tä ja NEE:tä vihreä peittävyys selitti paremmin, kuin muut kasvillisuusmuuttujat. Myös kasvinosat, jotka eivät osallistu yhteyttämiseen, käyttävät yhteyttävien osien sitomaa hiiltä ja vapauttavat sitä respiraatioissa ilmakehään (Chapin et al., 2011), mikä voi lisätä kasvipeitteen kykyä selittää ER:n vaihtelua verrattuna GPP:hen. Silmämääräisesti arvioitu kasvipeittävyys on kuitenkin vihreää peittävyyttä alttiimpi virhetulkinnalle, mikä pitää huomioida tuloksia tulkittaessa. Lisäksi kasvipeittävyys on arvioitu mittauskauluksen ja sen lähiympäristön alueelta (10 cm kauluksesta) ja vihreä peittävyys kauluksen alueelta, mikä heikentää muuttujien vertailtavuutta. Tulkittaessa eri kasvillisuuden määrästä kertovien muuttujien itsenäisiä vaikutuksia voihin on myös huomioitava niiden keskinäinen suuri korrelaatio, mikä voi vaikeuttaa muuttujien vaikutuksen erottamista toisistaan (Dormann et al., 2013). Esimerkiksi vihreän peittävyuden vaste voihin voi selittyä osin kasvillisuuden korkeudella, joka kasvaa vihreän peittävyuden kasvaessa. Samoin kasvillisuuden korkeuden vastetta voihin voimistaa sen yhteys kasvillisuuden peittävyyteen.

### **6.2.2 Mikroilmasto-olosuhteet**

Havaitut mikroilmastomuuttujien vasteet voihin ja eri mikroilmastomuuttujien rooli hiilidioksidivoita selittävinä tekijöinä vaihtelivat ja riippuivat selitettävästä vuosta. GPP:n säätelijöinä mikroilmasto-olosuhteiden merkitys oli pieni, eikä mikroilmastomuuttujia sisältynyt GPP:n vaihtelua selittäneeseen yleismalliin. Mikroilmastomuuttujien ja GPP:n vasteissa ollut hajonta ja pieni marginaalinen eli selittävien muuttujien selityskyky muuttujakohtaisissa malleissa kertovat myös muiden, kuten kasvillisuuden määrän merkityksestä GPP:n vaihtelun taustalla. Hajonta luo havaittuihin vasteisiin myös epävarmuutta. GPP:n ja ilmalämpötilan välillä oli kuitenkin muuttujakohtaisissa malleissa

heikko positiivinen vaste, joka kertoo GPP:n jossain määrin olevan lämpöolosuhteiden säätelämä. Kasvillisuuden toiminnallisten ominaisuuksien on aiemmin epäilty vaikuttavan GPP:n lämpötilaherkkyyteen (López-Blanco et al., 2018), ja yhteyttä GPP:n ja ilmalämpötilan välillä on voinut heikentää erilaisten kasvien fotosynteesin lämpötilaherkkyyden vaihtelu kasvillisuuden koostumukseltaan vaihtelevassa aineistossa. Kasvillisuuden peittävyys kanssa jonkin verran korreloineen maaperän lämpötilan ja GPP:n negatiivinen vaste selittyy kasvillisuuden aiheuttaman varjostuksen maaperän lämpötilaa laskevalla vaikutuksella suuren GPP:n varvikoissa. Maaperän kosteus taas ei ollut yhteydessä suurempaan tai pienempään GPP:hen, vaikka maaperän kosteuden on osoitettu olevan keskeinen GPP:n vaihtelua säätelevä tekijä sekä maisematasolla että pienialaisissa topografialtaan vaihtelevissa ympäristöissä (Sjögersten et al., 2006; Dagg & Lafleur, 2011; Evgrafova et al., 2018). Suurempi maaperän kosteus on tutkimuksissa usein yhdistetty suurempaan hiilen nieluun (Sjögersten et al., 2006; Evgrafova et al., 2018; Sørensen et al., 2019), vaikka suuren maaperän kosteuden on joskus havaittu olevan yhteydessä pienempään tuottoisuuteen kosteikoilla (Olivas et al., 2011). Kosteusolosuhteet selittävät hiilidioksidivoiden vaihtelua tundralla yleensä hyvin osin siksi, että kosteus on yhteydessä kasvillisuuden jakautumiseen kosteusolosuhteiltaan vaihtelevassa maisemassa (Dagg & Lafleur, 2011). Tämän kytkennän rooli voi olla tutkimusaineistossa vähäinen, koska kasvukauden pituuden tiedetään voimakkaasti säätelevän kasvillisuuden jakautumista nivaatioiden muodostamalla ympäristögradienteilla (Seastedt & Vaccaro, 2001; Pickering et al., 2014). Kasvipeittävyys ja maaperän kosteus eivät korreloineet aineistossa, mikä myös viittaa kosteuden vähäiseen vaikutukseen ainakin kasvillisuuden määrän säätelijänä, ja voi osaltaan selittää heikkoa yhteyttä kosteusolosuhteiden ja GPP:n välillä. Kosteusolosuhteiden vähäinen vaihtelu tutkimusaineistossa ja kosteusgradientin kostean ääripään puuttuminen voivat lisäksi heikentää vastetta maaperän kosteuden ja GPP:n välillä, eikä havaittua vastetta voi yleistää myös kosteikkoja sisältäviin ympäristöihin.

ER:n säätelijöinä mikroilmastomuuttujien rooli vaikutti olevan GPP:tä suurempi. Mikroilmastomallissa ER:n vaihtelua selittivät ilmalämpötila ja maaperän kosteus, joista molemmat olivat yhteydessä suurempaan ER:ään, ja jotka molemmat olivat mukana myös ER:n vaihtelua selittäneessä yleismallissa. Lämpötila- ja kosteusolosuhteiden vaikutus ER-voihin tunnetaan, ja mikroilmasto-olosuhteiden vaihtelu on liitetty sekä ER:n spatiaaliseen, että ajalliseen vaihteluun (Nobrega & Grogan, 2008; Cahoon et al., 2012; Sørensen et al., 2019). Havaittu kosteuden yhteys suurempaan ER:ään muodostuu kosteuden vaikutuksesta hajotustoimintaan ja kasvillisuuden hiilivaihtoon. Kosteuden on havaittu rajoittavan hajotustoimintaa maaperän saturoituessa vedellä (Olivas et al., 2011; Evgrafova et al., 2018), ja kuivuuden on havaittu rajoittavan hajotustoimintaa

kosteusgradientin kuivassa ääripäässä (Nobrega & Grogan, 2008). Aineisto sijoittuu tällä kosteusgradientilla lähelle kuivaa ääripäätä, ja tulokset kuvaavat kosteusolosuhteiden ja ER:n yhteyttä suhteellisen kuivissa ympäristöissä. Kosteuden ja ER:n vaste olisi voinut olla vahvempi ja vaste unimodaalinen, jos kosteuden vaihtelu olisi ollut suurempaa ja jos mukana olisi ollut myös kosteikkoja. Suurempi maaperän kosteus lisäsi ER:ää enemmän kuin GPP:tä, mikä kertoo ER:n suuremmasta herkkyydestä kosteuden muutoksille. Tämä on havaittu kuivissa ympäristöissä myös aiemminkin (Lafleur et al., 2020), ja voi osittain selittyä hajotustoiminnan kasvien hiilivaihtoa suuremmalla herkkyydellä kosteusolosuhteiden vaihtelulle. Respiraatio ja hiilidioksidiotto kasvien lehdistä on pitkälti kasvin kosteustasapainon säätelyä (Jarvis & McNaughton, 1986; Chapin et al., 2011), ja jos kosteuden lisääntyminen vaikuttaisi ER:n voimakkuuteen ensisijaisesti kasvillisuuden respiraatiota lisäämällä, kosteuden lisääntyminen lisäisi todennäköisesti myös GPP:tä enemmän kuin havaittiin. Koska hajotustoiminnan määrää ei käytetyllä menetelmällä pysty erottamaan ER:stä, ei kosteuden vaikutusta hajotustoimintaan tai autotrofiseen respiraatioon voi varmasti eritellä. Kosteuden ER:ää lisäävä vaikutus on kuitenkin mahdollisesti muodostunut osin kosteuden hajotustoimintaa tehostavasta vaikutuksesta kuivana tutkimuskesänä.

Korkeampi maaperän lämpötila ei ollut yhteydessä suurempaan ER:ään, mikä kertoisi lämpötilan hajotustoimintaa tehostavasta vaikutuksesta tai autotrofisen respiraation yhteydestä maaperän lämpöolosuhteisiin esimerkiksi maaperän lämpöolosuhteiden kanssa korreloivan ilmalämpötilan kautta. Maaperän lämpötila on ollut tutkimuksissa yhteydessä ER:n vaihteluun kasvukauden aikana (Cahoon et al., 2012; Lafleur et al., 2020). Maaperän lämpötilavaihtelun ollessa suurta yhteys ER:n ja maaperän lämpötilan välillä on ollut osassa tutkimuksista eksponentiaalinen siten, että ER:n kasvu lämpötila-astetta kohden on kasvanut maaperän lämpötilan kasvaessa (Grogan & Jonasson, 2005; Lafleur et al., 2020). Maaperän lämpötilan merkitys ER:n säätelijänä onkin laajasti tunnistettu (Larsen, Ibrom, Jonasson, Michelsen, & Beier, 2007), ja kasvavan maaperän lämpötilan yhteys pienempään ER:ään poikkeaa odotetusta. ER:n ja maaperän lämpötilan negatiivinen vaste muuttujakohtaisessa mallissa selittyy pitkälti kasvillisuuden määrän ja maaperän lämpötilan välillä havaitulla negatiivisella yhteydellä. Maaperän lämpöolosuhteiden yhteys kasvillisuuden määrään on havaittu aiemminkin erityisesti varvikoissa, joissa runsas kasvipeite varjostaa maanpintaa ja alentaa maaperän lämpötilaa kasvukaudella (Myers-Smith et al., 2011). Runsaan kasvillisuuden ympäristöissä, joissa ER oli suurempi, maaperän lämpötila oli varjostusvaikutuksen takia alhaisempi, kuin matalan kasvillisuuden ympäristöissä, joissa suurempi maaperän lämpötila yhdistyi pienempään ER:ään. Korkeamman maaperän lämpötilan ER:ää lisäävä vaikutus on ollut pienempi, kuin kasvillisuuden määrän ER:ää lisäävä vaikutus. Hajotettavan orgaanisen aineksen pieni määrä tai

tutkimusalueella vallinnut kuivuus on voinut rajoittaa hajotustoimintaa ja heikentää hajotustoiminnan lämpötilariippuvuutta sekä maaperän lämpötilan ER:ää lisäävää vaikutusta (Davidson & Janssens, 2006). Myös maaperän lämpötilan suhteellisen vähäinen vaihtelu kasvukauden aikana voi heikentää yhteyttä maaperän lämpötilan ja ER:n välillä. Suuri osa hajotustoiminnasta tapahtuu pintamaassa, jossa tuoreen orgaanisen aineksen määrä on suurin (Sun, Wang, Hui, Jing, & Feng, 2020), joten lähempää maan pintaa otetut maaperän lämpötilat olisivat voineet olla vahvemmin yhteydessä ER:n vaihteluun.

NEE:n vaihtelun taustalla mikroilmasto-olosuhteiden rooli oli pienempi, kuin ER:n vaihtelun taustalla. Mikroilmastomuuttujien marginaalinen selityskyky muuttujakohtaisissa malleissa ja mikroilmastomallissa oli pieni ja sekamuuttujien selittämä osuus kokonaisselityskyvystä suuri, mikä kertoo vasteessa olleen hajonnan selittymisellä suurelta osin muilla, kuin selittävillä mikroilmastomuuttujilla. Muuttujakohtaisessa mallissa korkeampi maaperän lämpötila ei ollut yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettolähteeseen, kuten aiemman tutkimuksen perusteella odotettiin (Oberbauer et al., 2007; Cahoon et al., 2012). ER:n yhteydessä esille tulleet kasvillisuuden määrän yhteys maaperän lämpöolosuhteisiin ja mahdolliset hajotustoimintaa rajoittavat tekijät voivat selittää myös NEE:n ja maaperän lämpötilan väliltä puuttunutta positiivista yhteyttä pienemmän maaperän lämpötilan ollessa yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettoinieluun ja heterotrofisen respiraation vaihdellessa vähän riippuen maaperän lämpöolosuhteista. Maaperän kosteuden ja ilmalämpötilan vaste NEE:hen oli muuttujakohtaisissa malleissa heikko, mitä voi selittää mikroilmasto-olosuhteiden vasteiden kompensoituminen mikroilmastomuuttujien ollessa voimakkuudeltaan samanlaisessa yhteydessä GPP:hen ja ER:ään (López-Blanco et al., 2018). Mikroilmastomuuttujien heikko yhteys NEE:hen poikkeaa osasta tutkimuksista, joissa lämpö- ja kosteusolosuhteiden on havaittu olevan keskeisiä NEE:n vaihtelua selittäviä tekijöitä (Sjögersten et al., 2006; Lafleur et al., 2020). Korkeampi ilmalämpötila oli kuitenkin yleismallissa yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettolähteeseen, mikä viittaa ilmalämpöolosuhteiden muita mikroilmasto-olosuhteita suurempaan merkitykseen tundran NEE:n säätelijänä. Havainto ilmalämpötilan roolista NEE:n säätelijänä on samansuuntainen aiemman tutkimuksen kanssa (Cahoon et al. 2012), vaikka mikroilmastomuuttujien yhteys NEE:hen oli odotettua pienempi tai odotetusta poikkeava, kuten maaperän lämpötilan osalta havaittiin. Maaperän mikroilmasto-olosuhteiden vahvaa yhteyttä NEE:hen on selitetty heterotrofisen respiraation suurella osuudella ER:stä (Cahoon et al., 2012), joten mahdollinen autotrofisen respiraation suuri osuus ER:stä voisi osin selittää maaperän mikroilmasto-olosuhteiden heikkoa yhteyttä NEE:hen ja maaperän mikroilmastomuuttujien puuttumista NEE:n yleismallista. Mahdollinen autotrofisen respiraation suuri osuus ER:stä on siten voinut voimistaa sekä

NEE:n, että ER:n yhteyttä kasvillisuuden määrään ja ilmalämpötilaan maaperän mikroilmasto-olosuhteiden sijaan.

### 6.2.3 Maaperän ominaisuudet

Orgaanisen kerroksen paksuus auttoi selittämään ER:n vaihtelua yleismallissa kasvillisuus- ja mikroilmastomuuttujien ohella ja maaperämuuttujamalleissa se selitti ainoana muuttujana kohtalaisesti GPP:n ja ER:n vaihtelua. Orgaanisen kerroksen paksuus korreloi aineistossa positiivisesti kasvipeittävyuden kanssa, joten kasvillisuuskyskyntä todennäköisesti selittää orgaanisen kerroksen paksuuden kykyä selittää GPP:n vaihtelua muuttujakohtaisissa malleissa. Kasvillisuuskyskyntä voi selittää osin myös paksumman orgaanisen kerroksen yhteyttä suurempaan ER:ään, kun huomioidaan suuremman kasvillisuuden määrän yhteys suurempaan ER:ään. Orgaanisen kerroksen paksuuden yhteys kasvillisuuden määrään on havaittu kuivissa ympäristöissä aiemminkin (Gagnon, Domine, & Boudreau, 2019), vaikka osassa tutkimuksista maaperään varastoituneen hiilen määrä ei ole ollut yhteydessä kasvillisuuden määrään (Sørensen et al., 2018). Orgaanisen aineksen määrä maaperässä ei ole myöskään välttämättä ollut yhteydessä hajotustoiminnan tai ER:n määrään hajotustoiminnan ja tuoreen orgaanisen aineksen muodostumisen ollessa osin eri tavalla säädeltyä (Bradley-Cook & Virginia, 2018; Sørensen et al., 2018). Koska orgaanisen kerroksen paksuuden kasvaessa ER kasvoi enemmän kuin GPP, ja orgaanisen kerroksen paksuus auttoi selittämään ER:n vaihtelua myös, kun kasvillisuuden määrää selitettiin yleismallissa erikseen kasvillisuusmuuttujalla, orgaanisen kerroksen paksuudella voi olla autotrofisella respiraatiolla selittymätön itsenäinen ER:ää lisäävä vaikutus. Orgaanisen kerroksen paksuus voi siten olla yhteydessä hajotustoiminnan määrään tundralla, vaikka myös hajotusolosuhteiden roolia hajotustoiminnan määrän säätelijänä on aiemmin korostettu (Schmidt et al., 2011). Tulos tukee kuitenkin aiempaa tutkimusta siinä, että hajotettavan orgaanisen aineksen määrän voi olla yksi hajotustoimintaa rajoittavista tekijöistä tundraympäristöissä hajotusolosuhteiden ohella (Melle et al., 2015). Orgaanisen aineksen määrän ja kasvillisuuden määrän välillä havaittu positiivinen yhteys voi osaltaan heikentää orgaanisen kerroksen ja hajotustoiminnan välisen yhteyden havaitsemista, koska hajotustoimintaan vaikuttavat olosuhteet ja kasvillisuuden koostumus vaihtelivat aineistossa. Kasvillisuuden varjostuksen aiemmin havaittu maaperää varjostava vaikutus voi esimerkiksi heikentää orgaanisen kerroksen paksuuden ja ER:n yhteyttä, jos alhaisempi maaperän lämpötila johtanut pienempään hajotustoimintaan.

Maaperän pH:n vaste ER:ään ja GPP:hen oli muuttujakohtaisissa malleissa heikon unimodaalinen siten, että vuot olivat suurimpia sekä happamimmissa että vähiten happamissa ympäristöissä ja



pienimpiä maaperän pH:n ollessa lähellä aineiston keskiarvoa. Sekamuuttujien selittämä osuus kokonaisselityskyvystä muuttujakohtaisissa malleissa sekä hajonta pH:n ja voiden vasteessa kertoo voita säätelevien muiden tekijöiden roolista voiden vaihtelun taustalla. Vasteissa olleen hajonnan ja pienen marginaalisen selityskyvyn takia muuttujakohtaisten mallien vasteisiin pitää kuitenkin suhtautua varauksella. Kasvillisuuden koostumuksen, määrän ja toiminnallisten ominaisuuksien on havaittu olevan yhteydessä maaperän pH:seen (Eskelinen, Stark, & Männistö, 2009), joten pH:n vaihtelu aineistossa voi olla yhteydessä kasvillisuuden koostumuksen vaihteluun. Mahdollinen kasvillisuuden määrän ja pH:n välinen yhteys voi selittää pH:n unimodaalia vastetta GPP:hen suuren GPP:n ruohokasvivaltaisten ja kesävihantien varvikoiden pisteiden sijoituessa pH-vaihtelun ääripäihin. Kasvukauden pituuden vaikutus kasvillisuuden jakautumiseen nivaatioiden ympäristögradien-teille sijoittuvassa tutkimusasetelmassa voi kuitenkin heikentää etenkin pH:n ja GPP:n yhteyttä, joka muodostuu muun muassa korkeamman pH:n typensaatavuutta parantavasta ja siten kasvillisuuden määrää lisäävästä vaikutuksesta (Eskelinen, Stark, & Männistö, 2009). Kasvillisuuden ja pH:n väliset yhteydet voivat osin selittää myös pH:n ja ER:n unimodaalista vastetta. Koska pH:n tiedetään vaikuttavan hajottajaeliöstön aktiivisuuteen esimerkiksi typen saatavuuden kautta (Stark, Männistö, & Eskelinen, 2014), maaperän pH:n ja ER:n vaste voi osin selittyä myös pH:n yhteydellä hajotustoiminnan määrään. Pienempi maaperän pH oli heikossa yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettonieluun, mikä voi olla seurausta pienen pH:n ja suuren kasvipeitteen ympäristöjen suuresta hiilidioksidin nettonielusta ja viittaa myös kasvillisuuden rooliin pH:n ja voiden välisten yhteyksien taustalla. Maaperän pH:n puuttuminen koko aineiston yleismalleista viittaa pH:n vähäiseen merkitykseen voita säätelevänä tekijänä tai siihen, että mahdollinen pH:n vaikutus muodostuu muiden voita yleismallissa selittävien tekijöiden, kuten kasvillisuuden määrän kautta.

## **6.3 Hiilidioksidivoita säätelevät tekijät kasvillisuustyypeissä**

### **6.3.1 Kasvillisuuden määrä**

Kasvillisuuden määrä vaikutti olevan tärkeä GPP:n ja NEE:n vaihtelua selittävä tekijä sekä yksi ER-vaihtelun taustalla olevista tekijöistä kaikissa kasvillisuustyypeissä. Kasvillisuuden määrän yhteys voihin kasvillisuustyypeissä oli siten samansuuntainen, kuin aiemmin havaittu yhteys voiden ja kasvillisuuden määrän välillä koko aineistossa ja tundralla aiemmin (Boelman et al., 2003; Street et al., 2007; Marushchak et al., 2013). Kasvillisuuden määrän vaihtelu kasvillisuustyyppien sisällä on pienempää kuin esimerkiksi voimakkaampien kasvillisuusgradienttien maisematasolla (Frost, Epstein, & Walker, 2014). Tulokset viittaavat kasvillisuuden määrän keskeiseen rooliin paitsi

tundran, myös sen eri kasvillisuustyyppien sisäisiä hiilidioksidivoita säätelevänä tekijänä, ja myös silloin, kun kasvillisuuden määrän vaihtelu ei kata ei kokonaista kasvillisuusgradienttia paljaan maan pisteistä runsaan kasvillisuuden varvikoihin.

Kasvillisuuden määrä oli yhteydessä GPP:hen kaikissa kasvillisuustyypeissä, mutta kasvillisuustyyppien välillä oli eroja kasvillisuuden määrän ja GPP:n yhteyttä parhaiten kuvanneessa muuttujassa. Vihreä peittävyys kuvasi GPP:n vaihtelua parhaiten karukoissa, niittymäisissä ympäristöissä ja maanmyötäisessä varvikossa, joiden kaikkien yleismalleissa se selitti GPP:n vaihtelua ainoana muuttujana. Runsaan kasvipeitteen pystyvarvikossa kasvillisuuden korkeus selitti voita peittävyysmuuttujia paremmin, mikä voi johtua peittävyysmuuttujien huonommasta kyvystä kuvata yhteyttävän lehtialan todellista määrää latvustoltaan kerroksellisessa pystyvarvikossa. Lisäksi valokuvan saturoitumiseen liittyvät ongelmat pystyvarvikossa heikentävät vihreän peittävyyden kykyä kuvata todellista kasvillisuuden määrää. Saturoitumisen aiheuttama vihreän peittävyyden aliarviointi on havaittu myös aiemmin samaa sovellusta käytettäessä vihreän kasvillisuuden määrän ollessa suuri (Patrignani & Ochsner, 2015). NDVI:n ja GPP:n vasteen on aiemmin havaittu heikentyvän kasvillisuuden määrän kasvaessa ravinnelisyksen seurauksena, mitä on selitetty mahdollisella lisääntyneellä kasvillisuuden itseään varjostavalla vaikutuksella kasvillisuuden määrän lisääntyessä (Street et al., 2007). Kasvillisuuden itseään varjostavan vaikutuksen on epäilty selittävän myös pienempää GPP:tä suhteessa LAI:hin, kun ominaisuuksiltaan erilaiset kasvit kilpailevat valosta ja varjostavat toisiaan (Fletcher et al., 2012). Ottaen huomioon kesävihantien varvikoiden suuren lehtipinta-alan ja latvuston kerroksellisuuden, kasvillisuuden itseään varjostava vaikutus voisi heikentää GPP:n ja kasvillisuuden määrää kuvaavien muuttujien vastetta pystyvarvikossa. GPP:n ja kasvillisuuden peittävyysmuuttujien vaste ei pystyvarvikossa kuitenkaan ollut muita kasvillisuustyyppisiä loivempi, ja kasvillisuuden korkeuden kasvaessa GPP kasvoi muita kasvillisuustyyppisiä voimakkaammin. Kasvillisuuden korkeuden on ennustettu kasvavan ilmaston lämmetessä ja pensastuvalla tundralla pensas- ja varpukasvien peittävyyden sekä korkeuden on jo havaittu kasvaneen (Myers-Smith et al., 2011; Bjorkman et al., 2018). Havainto GPP:n kasvusta pystyvarvikon korkeuden kasvaessa viittaa varvikon korkeuskasvun lisäävän hiilensidontaa nykyisissä varvikoissa ja ilmaston muutoksen myötä pensaistuvalla tundralla. GPP voimakas kasvu erityisesti kasvillisuuden peittävyyden kasvaessa karukoissa, niittymäisissä ympäristöissä ja maanmyötäisissä varvikoissa viittaa kasvillisuuden määrän lisääntymisen lisäävän hiilen sidontaa kasvillisuustyyppistä riippumatta. Mahdollinen kasvillisuuden itseään varjostava vaikutus kasvillisuuden peittävyyden ja korkeuden kasvaessa eri kasvillisuustyypeissä ei tulosten mukaan vaikutta heikentävän GPP kasvua suhteessa kasvipeittävyyden tai korkeuden kasvuun.

Tutkimusaineiston kattaessa korkeampia varvikoita kasvillisuusmuuttujien vaste GPP:hen olisi voinut satureitua tai vaste olla muita kasvillisuustyyppijä heikompi lisääntyvän varjostusvaikutuksen takia erityisesti pystyvarvikossa, vaikka nyt tästä ei ollut viitteitä.

ER:n ja kasvillisuusmuuttujien välinen positiivinen vaste eli ER:n kasvu kasvillisuuden määrän kasvaessa oli muita voita heikompi, kasvillisuusmuuttujien marginaalinen selityskyky muuttujakohtaisissa malleissa muita voita pienempi ja vasteiden luottamusvälit suurempia. Havainnot ER:n yhteydestä lämpö- ja kosteusolosuhteisiin useissa eri kasviyhteisöissä aiemmissa tutkimuksissa sekä nyt tehty havainto kasvillisuuden määrän ja ER:n muita voita heikommasta yhteydestä viittaa myös muiden, kuin kasvillisuuden määrän merkitykseen ER:n säätelijöinä kasvillisuustyyppistä riippumatta (Nobrega & Grogan, 2008; Cahoon et al., 2012; Lafleur et al., 2020). Pystyvarvikossa, jossa kasvillisuuden määrä vaihteli kasvipeittävyudessa mitattuna muita kasvillisuustyyppijä vähemmän, kasvillisuuden määrästä kertovat muuttujat eivät parantaneet ER:n vaihtelua selittänyttä yleismallia. Heikompaa yhteyttä voi selittää pienen kasvillisuuden peittävyysvaihtelun lisäksi aiemminkin esitetty kesävihantien varpujen respiraation voimakkaampi riippuvuus mikroilmasto-olosuhteista (Cahoon et al., 2016; Lafleur et al., 2020), tai suurempi heterotrofisen respiraation osuus ER:stä, mikä voisi heikentää kasvillisuuden määrän ja ER:n välistä yhteyttä. Kesävihantien varpukasvien tiedetään aktivoivan hajotustoimintaa maaperässä muun muassa karikkeen laadun ja mikrobikoostumuksen kautta (Phillips & Wurzbarger, 2019; Vowles & Björk, 2019), ja heterotrofisen respiraation on arveltu olevan keskeinen osa varvikoiden ER:ää (Cahoon et al., 2012). Runsaan biomassan takia autotrofisen respiraation osuus ER:stä voi kuitenkin olla suuri, vaikka hajotustoiminnassa vapautuvan hiilidioksidin määrä olisikin pystyvarvikossa muita kasvillisuustyyppijä suurempaa (Strimbeck et al., 2019). Kasvillisuuden määrästä riippumattoman hajotustoiminnan määrän lisäksi autotrofisen respiraation herkkyys mikroilmasto-olosuhteille voi siten myös olla tärkeä kasvillisuuden määrän ja ER:n yhteyttä heikentävä tekijä, jos autotrofisen respiraation osuus ER:stä on pystyvarvikossa suuri.

Maanmyötäisissä varvikoissa ER oli pystyvarvikkoja pienempi, mutta selvemmin yhteydessä kasvillisuuden määrään. Karike on ainavihantien varpujen maanmyötäisessä varvikossa hitaammin hajoavaa (De Deyn et al., 2008; McLaren et al., 2017), mikä on aiemmin yhdistetty maanmyötäisten varvikoiden pienempään hajotustoimintaan (Grogan & Jonasson, 2005; Sørensen et al., 2018). Pieni hajotustoiminnan määrä voisi lisätä autotrofisen respiraation osuutta ER:stä ja edistää kasvillisuuden yhteyttä ER-voihin. Niityillä hajotustoiminnan osuus ER:stä on aiemmin havaittu olevan suuri etenkin kosteusolosuhteiden ollessa hajotustoiminnan kannalta suotuisat (Knowles, Blanken, &

Williams, 2015; Sørensen et al., 2018). Ruohokasvien karike on helposti hajoavaa, ja niittyjen ravinteisuuden on arveltu edistävän hajotustoimintaa maaperässä (Cornelissen, 1996; Eskelinen et al., 2009; Sørensen et al., 2018). Tutkimusalueen niittymäisissä ympäristöissä ja karukoissa maaperän hiilivarasto oli pieni, mikä voi lisätä autotrofisen respiraation osuutta ER:stä ja vahvistaa kasvillisuuden määrän ja ER:n yhteyttä hajotustoiminnan määrän vaihdellessa vähän riippumatta kasvillisuuden määrästä. Tuoreen pintamaan orgaanisen aineksen sekä karikkeen hajotustoiminnan on aiemmin havaittu olevan aktiivista tuoreen orgaanisen aineksen ollessa helpommin hajotettavissa, kuin pitkälle hajonnut orgaaninen aines (Grogan, Illeris, Michelsen, & Jonasson, 2001; Schmidt et al., 2011; Sarneel et al., 2020). Hajotustoiminnan kohdistuminen pääosin kasvillisuuden tuottamaan tuoreeseen orgaaniseen ainekseen maaperään varastoituneen orgaanisen aineksen määrän ollessa vähäinen voi entisestään voimistaa kasvillisuuden yhteyttä hajotustoimintaan ja sitä kautta ER:ään karukoissa ja niittymäisissä ympäristöissä. Tuoreen orgaanisen aineksen hajotustoiminnan on havaittu aktivoivan myös vanhemman orgaanisen aineksen hajotustoimintaa (Wild et al., 2014; Wild et al., 2016), mikä voisi vahvistaa kasvillisuuden yhteyttä hajotustoiminnan ja sitä kautta ER:n määrään kaikissa kasvillisuustyypeissä, vaikka pystyvarvikossa yhteys kasvillisuuden määrään ei ollut selvä. Koska hajotustoiminnan osuutta ei käytetyillä menetelmillä voi erottaa ER:stä, ei autotrofisen ja heterotrofisen respiraation osuutta ER:stä eri kasvillisuustyypeissä voi vahvistaa. Pystyvarvikossa kasvillisuusmuuttujien ja voiden välisessä vasteessa oli pienen aineiston ja suuren hajonnan takia muita suurempaa epävarmuutta, mikä pitää huomioida pystyvarvikon ja muiden kasvillisuustyyppien vasteita vertaillessa. Kasvillisuuden määrä vaikuttaa kuitenkin olevan yhteydessä suurempaan ER:ään, vaikka pystyvarvikossa kasvillisuuden määrästä riippumattomat tekijät heikentävät yhteyttä kasvillisuuden määrän ja ER:n välillä.

### **6.3.2 Mikroilmasto-olosuhteet**

Mikroilmasto-olosuhteiden rooli voiden vaihtelua selittävinä tekijöinä vaihteli kasvillisuustyyppistä, vuosta ja tarkasteltavasta mikroilmastomuuttujasta riippuen. GPP:n vaihtelussa mikroilmasto-olosuhteilla oli kasvillisuuden määrää pienempi merkitys, eikä lämpötilamuuttujien tai maaperän kosteuden huomioiminen yhdessä kasvillisuusmuuttujan kanssa parantanut GPP:n vaihtelua selittäneitä yleismalleja missään kasvillisuustyyppissä. Ilmalämpötila oli kuitenkin yhteydessä suurempaan GPP:hen karukkoja lukuun ottamatta siten, että niittymäisissä ympäristöissä ja maanmyötäisessä varvikossa ilmalämpötilan kasvaessa GPP kasvoi vähemmän kuin pystyvarvikossa. Toiminnallisilta ominaisuuksiltaan erilaisten tundrakasvien fotosynteesin lämpötilaherkkyyttä ei tunneta hyvin (Sørensen et al., 2019), mutta on viitteitä siitä, ettei ainakaan erilaisten varpujen

fotosynteesitehokkuuden lämpötilaherkkyys eroa toisistaan merkittävästi (Eckert, 2015; Sørensen et al., 2019). Ilmalämpötilan ja GPP:n vaste voi osin selittyä kasvillisuustyyppien biomassan määrällä, koska pienen kasvipeitteen karukossa lämpötilan GPP:tä lisäävä vaikutus on pieni ja kammiomenetelmällä mahdollisesti vaikeammin havaittavissa, kuin suuremman GPP:n pystyvarvikossa. Ilmalämpötilan ja GPP:n välisen vasteen kulmakertoimessa on pystyvarvikossa epävarmuutta, joten ero ilmalämpötilan ja GPP:n vasteessa pystyvarvikon ja muiden kasvillisuustyyppien välillä voi johtua myös yksittäisten arvojen suuremmasta painoarvosta vasteen taustalla pienen aineiston pystyvarvikossa.

Maaperän kosteuden vaste GPP:hen oli heikon positiivinen maanmyötäisessä varvikossa ja niittymäisissä ympäristöissä, mutta kosteusolosuhteiden puuttuminen niiden mikroilmasto- ja yleismalleista kertoo kosteuden vähäisestä merkityksestä GPP:n vaihtelua selittävänä tekijänä. Karukoissa kosteuden ja GPP:n välillä ei ollut suunnaltaan positiivista tai negatiivista vastetta, ja pystyvarvikoissa havaittu kosteuden negatiivinen yhteys GPP:hen viittaa kosteuden vähäiseen GPP:tä lisäävään vaikutukseen pystyvarvikoissa. Maaperän kosteus väheni pystyvarvikossa kasvipeittävyuden kasvaessa, mikä voi selittyä suuremmalla haihdunnalla runsaskasvisissa pisteissä (Myers-Smith et al., 2011), ja voi selittää negatiivista vastetta GPP:n ja kosteuden välillä. Vaivaiskoivuvaltaisten varvikoiden on aiemmin havaittu olevan alttiita kuivuuden aiheuttamaan GPP:n vähenemiseen (Cahoon et al., 2016; Lafler et al., 2020), ja GPP:n kasvu maaperän kosteuden laskiessa pystyvarvikossa ei ole linjassa näiden havaintojen kanssa. Maaperän kosteuden pieni vaihtelu pystyvarvikossa on voinut heikentää GPP:n ja kosteuden välisen yhteyden havaitsemista. Heikko yhteys GPP:n ja kosteusolosuhteiden välillä kaikissa kasvillisuustyypeissä viittaa kuitenkin kosteuden vähäiseen merkitykseen GPP:n säätelijänä kasvillisuustyypeissä, kun kosteusolosuhteiden vaihtelu on melko pientä.

Mikroilmastomuuttujat selittivät kasvillisuustyypeissä ER:n vaihtelua GPP:tä paremmin. Pieni hajonta sekä positiivinen vaste kaikissa kasvillisuustyypeissä ER:n ja ilmalämpötilan välillä viittaa ilmalämpötilan olevan keskeinen ER:ää säätelevä tekijä kasvillisuustyyppistä riippumatta. Ilmalämpötilan rooli ER:n säätelijänä oli maaperän lämpötilaa suurempi kaikissa kasvillisuustyypeissä paitsi karukossa, jossa maaperän lämpötila selitti ER:n vaihtelua ilmalämpötilaa paremmin. ER kasvoi suhteessa ilmalämpötilaan pystyvarvikossa muita kasvillisuustyypejä nopeammin, mikä voisi viitata kesävihantien varpujen respiraation aiemminkin esitettyyn suurempaan lämpötilaherkkyyteen mahdollisen GPP:n lämpötilaherkkyyden lisäksi (Lafleur et al., 2020). Kasvillisuuden toiminnallisten ominaisuuksien vaikutusta ER:n lämpötilaherkkyyteen ei ole

kuitenkaan laboratoriotesteissä aina havaittu (Eckert, 2015; Heskell et al., 2016). Lämpötilan hajotustoimintaa lisäävä vaikutus voi myös selittää ER:n voimakkaampaa lämpötilariippuvuutta pystyvarvikossa, jossa hajotettavaa tuotetta orgaanista ainesta muodostuu karikkeen ja juurieksydaattien kautta muita kasvillisuustyyppisiä enemmän (Vowles & Björk, 2019). Hajotustoiminnan määrä olisi tällöin ollut maaperän lämpötilan sijaan selvemmin ilmalämpötilan säätelemää, koska korkeampi ilmalämpötila oli yhteydessä suurempaan ER:ään korkeamman maaperän lämpötilan ollessa yhteydessä pienempään ER:ään. ER:n vahva positiivinen yhteys ilmalämpötilaan sekä maaperän lämpötilan ja ER:n väliltä puuttuva positiivinen vaste voivat viitata ER:n olevan autotrofisen respiraation säätelemää varvikkotyyppisissä. Varvikoiden suuren respiroivan biomassan määrän lisäksi kuivuuden on arveltu vahvistavan autotrofisen respiraation osuutta ER:stä kesävihannissa varvikoissa (Sørensen et al., 2018; Lafleur et al., 2020), joten kuivuus on voinut lisätä autotrofisen respiraation osuutta ER:stä vahvistaen ER:n yhteyttä ilmalämpötilaan maaperän lämpötilan sijaan. Lämpöolosuhteiden säätelemä hajotustoiminta voi osittain tehostaa ER:n yhteyttä ilmalämpötilaan. Tulokset viittaavat pystyvarvikoiden hiilivaihdon olevan muita kasvillisuustyyppisiä herkempää ilmalämpötilan vaihtelulle. Ilmaston lämmitessä lisääntyvä ER voi heikentää erityisesti pystyvarvikoiden hiilidioksidin nettonielua, jos respiraation lämpötilaherkkyys pysyy samalla tasolla, ja GPP:n kasvu ilmalämpötilan kasvaessa on ER:ää pienempää.

Maaperän lämpötilan ja kosteuden suhteen kasvillisuustyyppien ER-vasteet erosivat toisistaan ilmalämpötilaa enemmän. Maaperän lämpötila korreloi varvikkotyyppisissä negatiivisesti kasvipeittävyys kanssa, ja maaperän lämpötilan erisuuntaiset ER-vasteet varvikkotyyppisissä verrattuna matalamman kasvipeitteen karukoihin ja niittymäisiin ympäristöihin voivat johtua eroista kasvillisuuden varjostusvaikutuksessa. Varpujen aiheuttama varjostus ylläpitää matalaa maaperän lämpötilaa, mikä hidastaa orgaanisen aineksen hajotustoimintaa ja heterotrofista respiraatiota (Myers-Smith & Hik, 2013; Cahoon et al., 2016). Kasvillisuuden maaperää varjostava vaikutus voi heikentää siten maaperän lämpötilan ja ER:n yhteyttä ja voimistaa autotrofisen respiraation osuutta ER:stä varvikoissa. Toisaalta suurempi kariketuotanto varvikkotyyppisissä voi myös ylläpitää tehokasta hajotustoimintaa palauttaen sidottua hiiltä nopeasti ilmakehään (Parker et al., 2015), mutta tutkimuskesänä vallinnut kuivuus on voinut rajoittaa hajotustoimintaa. Varjostuksen aiheuttama maaperän lämpötilan ja ER:n väliltä puuttuva positiivinen yhteys varvikkotyyppisissä tukee käsitystä siitä, että pensaistumisen maaperän lämpötilaa laskeva vaikutus kasvukauden aikana voi hidastaa hajotustoimintaa ja vahvistaa hiilidioksidin nettonielua ER:n ollessa pienempi (Myers-Smith et al., 2011; Cahoon et al., 2012; Vowles & Björk, 2019). Kosteusolosuhteiden ollessa hajotustoiminnan kannalta suotuisimmat, maaperän lämpötilan merkitys ER:ää säätelevänä tekijänä voisi kuitenkin

olla havaittua suurempi myös varvikoissa. Nyt kosteusolosuhteet eivät olleet yhteydessä suurempaan ER:ään pystyvarvikossa mahdollisen kasvillisuuden määrän haihduntaa lisäävän vaikutuksen takia, mutta maanmyötäisessä varvikossa kosteampi maaperä oli yhteydessä suurempaan ER:ään ja maaperän kosteus sisältyi ER:n vaihtelua selittävään yleismalliin indikoiden kosteuden roolista ER:n vaihtelun säätelijänä.

Toisin kuin varvikkotyypeissä karukossa ja niittymäisissä ympäristöissä maaperän lämpötilan kasvu oli yhteydessä suurempaan ER:ään. Karukossa maaperän lämpötila sisältyi myös ER:n vaihtelua selittäneeseen yleismalliin indikoiden maaperän lämpötilan merkityksestä ER:n vaihtelun taustalla. Karukossa maaperän kosteus- ja lämpöolosuhteiden välillä oli myös yhdysvaikutus, joka kertoi maaperän lämpötilan kasvun ER:ää lisäävän vaikutuksen olevan voimakkaampi kosteilla pisteillä. Hajotettavan orgaanisen aineksen pienen määrän on havaittu rajoittavan hajotustoimintaa tundralla (Giesler, Esberg, Lagerström, & Graae, 2012; Melle et al., 2015), ja hajotustoiminnan määrä on ohuen orgaanisen kerroksen karukoissa ja niittymäisissä ympäristöissä voinut olla pieni ja kuivuus edelleen hidastaa hajotustoimintaa. Yhdysvaikutus maaperän lämpötilan ja kosteuden välillä karukossa ei välttämättä selity pelkästään kosteus- ja lämpöolosuhteiden yhdysvaikutuksen hyvin tunnetulla yhteydellä hajotustoimintaan (Nobrega & Grogan, 2008; Dag & Lafleur, 2011). Maaperän lämpötilan rooli myös kasvillisuuden respiraation säätelijänä voi olla matalan kasvillisuuden karikoissa tärkeä ja kosteusolosuhteet vaikuttaa kuivuustressistä kärsineen kasvillisuuden respiraatioon (Jarvis & McNaughton, 1986; Chapin et al., 2011). Maaperän mikroilmastotekijöiden kyky selittää ER:n vaihtelua ilmalämpötilaa paremmin voi kuitenkin myös viitata maaperän mikroilmaston hajotustoimintaa säätelevään vaikutukseen karukossa. Kosteusolosuhteiden rooli myös tuoreen orgaanisen aineksen ja karikkeen hajotustoiminnan säätelijänä on havaittu aiemmin (Blok et al., 2018; Petraglia et al., 2019), joten myös karikkeen hajotustoiminnan riippuvuus mikroilmasto-olosuhteista on voinut vahvistaa ER:n ja kosteuden yhteyttä, kun maaperään varastoituneen hajotettavan orgaanisen aineksen määrä on pieni. Ruohokasvien typpipitoinen karike on voinut edesauttaa karikkeen hajotustoiminnan riippuvuutta mikroilmasto-olosuhteista, kun orgaanisen aineksen kemiallinen koostumus ei ole hidastanut hajotustoimintaa (Davidson & Janssens, 2006; De Deyn et al., 2008). Tuoreen orgaanisen aineksen hajotustoiminnan herkkyys mikroilmasto-olosuhteille voi selittää kosteuden kykyä selittää ER:n vaihtelua myös niittymäisissä ympäristöissä, jossa kosteus sisältyi ER:n yleismalliin ja jossa orgaanisen kerroksen paksuus oli myös pieni. Kosteusolosuhteiden on aiemmin havaittu selittävän ER:n vaihtelua sulavesille altistuvilla niityillä (Knowles et al., 2015), ja hajotustoiminnan osuus ER:stä on ollut suuri niitty-ympäristöissä (Sørensen et al., 2018). Nyt ER oli yhteydessä maaperän mikroilmastomuuttujia selvimmin ilmalämpötilaan,

mikä voi viitata autotrofisen respiraation suureen osuuteen ER:stä niittymäisissä ympäristöissä. Tutkimuksen niittymäiset ympäristöt poikkeavat siten tyypillisistä niitty-ympäristöistä pienempien voiden lisäksi siinä, että hajotustoiminnan määrä tai sen osuus ER:stä on voinut olla pieni.

NEE:n vaihtelun taustalla mikroilmastomuuttujien rooli oli vähäinen karukkoa ja maanmyötäistä varvikkoa lukuun ottamatta. Ilmalämpötila selitti NEE:n vaihtelua maanmyötäisessä varvikossa ja maaperän lämpötila, kosteus sekä niiden yhdysvaikutus karukon yleismallissa. GPP:n ja ER:n toisiaan kompensoiva vaikutus, mikä havaittiin koko aineistossakin, on voinut heikentää mikroilmastomuuttujien vasteita NEE:hen (López-Blanco et al., 2018). Heikko negatiivinen vaste ilmalämpötilan ja NEE:n välillä kaikissa kasvillisuustyypeissä kertoo ilmalämpötilan suhteellisesti suuremmasta vaikutuksesta ER:n voimakkuuteen verrattuna GPP:hen. Kasvillisuustyyppien välillä olleista NEE:n eroista huolimatta ilmalämpötilan nousu kasvatti hiilidioksidin nettolähdettä yhtä paljon kaikissa kasvillisuustyypeissä, ja esimerkiksi pystyvarvikossa havaittua ER:n lämpötilaherkkyyttä vaikuttaa kompensoivan GPP:n kasvu ilmalämpötilan kasvaessa. Kosteusolosuhteiden on aiemmin havaittu selittävän huonosti kosteusolosuhteiltaan erilaisten, mutta kasvillisuuden koostumukseltaan samanlaisten ympäristöjen eroja NEE:ssä (Dagg & Lafleur, 2011). Kosteuden vähäinen merkitys NEE:tä säätelevänä tekijänä kasvillisuustyypeissä on linjassa aiemman havainnon kanssa, vaikka muuttujakohtaisissa malleissa maanmyötäistä varvikkoa lukuun ottamatta kosteus oli yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettolähteeseen. Karukoissa maaperän kosteus sisältyi NEE:n yleismalliin ainoana kasvillisuustyypeistä, mikä viittaa kosteusolosuhteiden merkitykseen erityisesti karujen ympäristöjen NEE:n säätelijänä. Toisin kuin odotettiin myös maaperän lämpötilan NEE:tä säätelevä vaikutus oli vähäinen karukkoa lukuun ottamatta (Cahoon et al., 2012), mitä on voinut edesauttaa hajotustoiminnan pieni osuus ER:stä. Varpukasvillisuuden varjostuksen maaperän lämpötilaa laskeva vaikutus on voinut osaltaan edesauttaa pientä ER:ää varvikkotyypeissä kuivuuden ohella. Tulokset viittaavat maaperän mikroilmasto-olosuhteiden merkityksen NEE:n säätelijöinä karukoissa muiden kasvillisuustyyppien NEE:n ollessa selvemmin ilmalämpötilan säätelemää. Hajotustoimintaa rajoittavat tekijät voivat osaltaan heikentää maaperän mikroilmasto-olosuhteiden yhteyttä NEE:hen NEE:n ollessa heterotrofisen respiraation sijaan autotrofisen respiraation ja GPP:n säätelemää.

### **6.3.3 Maaperän ominaisuudet**

Maaperän ominaisuuksien rooli voita säätelevinä tekijöinä oli kasvillisuustyypeissä vaihteleva, mutta pääosin pieni. Toisin kuin aiemmin maaperän hiilivarastojen suhteen on havaittu kasvillisuustyyppien



välillä (Sørensen et al., 2018), orgaanisen aineksen määrästä osviittaa antava orgaanisen kerroksen paksuus oli yhteydessä suurempaan ER:ään kaikissa kasvillisuustyypeissä muuttujakohtaisissa malleissa. Ottaen huomioon maaperän orgaanisen aineksen laadun vaikutuksen hajotustoimintaan (Sarneel et al., 2020), erot maaperän orgaanisen aineksen laadussa voisivat aiheuttaa eroja orgaanisen kerroksen paksuuden ja hajotustoiminnan määrän välisessä vasteessa kasvillisuustyyppien välillä. Nyt orgaanisen kerroksen paksuuden ja ER:n vasteessa ei ollut kasvillisuustyyppien välillä kuitenkaan eroja, mikä viittaa orgaanisen aineksen laadun vähäiseen vaikutukseen ainakin ER:n ja orgaanisen kerroksen paksuuden välisessä vasteessa. Paksumpi orgaaninen kerros oli yhteydessä suurempaan hiilidioksidin nettolähteeseen myös kasvillisuuden määrän huomioineissa NEE:n yleismalleissa karukossa ja maanmyötäisessä varvikossa. Yhteys voi selittyä mahdollisella orgaanisen aineksen määrän ja hajotustoiminnan välisellä yhteydellä, jota karukossa voisi vahvistaa hajotettavan aineksen saatavuuden rajoittama hajotustoiminta (Melle et al., 2015). Orgaanisen kerroksen paksuus ei kuitenkaan sisältynyt minkään kasvillisuustyyppin ER:n yleismalleihin, mikä viittaa orgaanisen kerroksen paksuuden vähäiseen rooliin hajotustoiminnan säätelijänä. Karukoissa orgaanisen kerroksen paksuuden vaihtelu oli pientä ja vaste jossain määrin yksittäisten havaintojen ohjaamaa, mikä heikentää tuloksen yleistettävyyttä. Aiemmin kasvillisuustyyppien välisiä eroja tarkastellessa maaperän hiilivarasto ei ole selittänyt ER:n eroja (Sørensen et al., 2018), ja tulosten perusteella maaperään varastoituneen orgaanisen aineksen määrän ja ER:n yhteys on vähäinen myös kasvillisuustyyppien sisällä.

Maaperän pH:n rooli voiden säätelijänä eri kasvillisuustyypeissä vaikutti olevan myös pieni. Maaperän pH ei sisältynyt voiden vaihtelua selittäneisiin yleismalleihin karukon ER:n yleismallia lukuun ottamatta, mikä viittaa pH:n vähäiseen muista muuttujista itsenäiseen yhteyteen voiden välillä eri kasvillisuustyypeissä. Suurempi maaperän pH oli karukossa yhteydessä pienempään ER:ään, mikä on vastoin käsitystä suuremman pH:n hajotustoimintaa tehostavasta ja kasvillisuuden määrää sekä siten autotrofista respiraatiota lisäävästä vaikutuksesta (Stark et al., 2014). Vähiten happamat pisteet olivat karukossa suureksi osaksi paljasta maata, jossa kasvillisuutta ja orgaanista ainesta oli vähän, ja korkeamman pH:n ympäristöjen pieni ER voi selittää pH:n ja ER:n negatiiviseksi sovittunutta vastetta karukoissa. Kasvillisuuden pieni määrä vähiten happamissa ympäristöissä voi selittää myös karukon muuttujakohtaisen mallin pH:n ja GPP:n välistä negatiivista vastetta. Varvikkotyypeissä, joissa pH oli karukkoja ja niittymäisiä ympäristöjä pienempi, pH:n ja GPP:n vaste oli myös negatiivinen, mutta ei selvässä yhteydessä kasvillisuuden määrään. Pystyvarvikossa korkeampi pH yhdistyi suurempaan ER:ään, mutta suurten luottamusvälien vaste on epävarma ja voi selittyä korkeamman pH:n hajotustoimintaa tehostavan vaikutuksen sijaan myös ER satunnaisella vaihtelulla suhteessa pH:seen

pienessä aineistossa (Stark et al., 2014). Maaperän pH:n yhteys GPP:hen ja ER:ään oli karukoissa, maanmyötäisissä varvikoissa ja pystyvarvikoissa siten odotetusta poikkeava pystyvarvikon pH:n ja ER:n välistä positiivista vastetta lukuun ottamatta. Maaperän pH:n pieni vaihtelu karukoissa ja varvikkotyypeissä voi vaikeuttaa pH:n ja voiden välisten heikkojen vasteiden havaitsemista.

Ruohokasvien tyyppitöisen karikkeen on havaittu nostavan maaperän pH:ta, mikä edistää mikrobiaktiivisuutta ja nopeaa ravinteiden kiertoa niitty-ympäristöissä (Eskelinen et al., 2009). Myös ruohokasvien tiheyden on havaittu olevan yhteydessä maaperän pH:seen (Gough et al., 2000). Muuttujakohtaisissa malleissa ainoana kasvillisuustyyppinä niittymäisissä ympäristöissä pH:n ja GPP:n sekä pH:n ja ER:n välillä oli odotetun lainen positiivinen vaste, mikä voi kertoa pH:n yhteydestä niittymäisten ympäristöjen sisäisen kasvillisuuden jakautumiseen. Myös pH:n mahdollinen hajotustoimintaa tehostava vaikutus voi vahvistaa ER:n ja pH:n välistä yhteyttä helposti hajotettavaa ruohokasvivaltaista kariketta tuottavissa niittymäisissä ympäristöissä (Eskelinen et al., 2009; Cornelissen et al., 2007), vaikka myös kasvillisuuden autotrofinen respiraatio voi ER:n ja pH:n välistä yhteyttä osin selittää. On kuitenkin huomioitava, että niittymäisissä ympäristöissä pH:n kanssa positiivisesti korreloinut maaperän kosteus voi osin selittää havaittua yhteyttä pH:n ja voiden välillä muuttujakohtaisissa malleissa kosteuden voidessa edistää hiilen sidontaa ja hajotustoimintaa kuivana tutkimuskesänä (Davidson & Jansens, 2006; Sørensen et al., 2019). Maaperän pH ei kuitenkaan sisältynyt niittymäisten ympäristöjen yleismalleihin ja sen kyky selittää voita muuttujakohtaisissa malleissa oli pieni. Nyt tehty havainto pH:n vähäisestä roolista voiden vaihtelua selittävänä tekijänä kasvillisuustyypeissä ei täysin poissulje mahdollisuutta pH:n merkityksestä kasvillisuustyyppien sisäisen hiilidioksidivaihdon säätelijänä. Maaperän pH:n itsenäistä vaikutusta voihin on vaikea erottaa muista kasvillisuuteen ja maaperäeliöstöön vaikuttavista tekijöistä ympäristöissä, joissa hiilenkiertoa säätelevät samanaikaisesti useat tekijät ja niiden yhdysvaikutukset.

## **6.4 Tulosten luotettavuuteen vaikuttavat tekijät**

### **6.4.1 Tutkimusasetelmaan ja aineistoon liittyvät epävarmuustekijät**

Tutkimustulosten pohjana on aineisto, jonka määrä, laatu ja keräämiseen sekä käsittelyyn liittyneet tekijät vaikuttavat saataviin tuloksiin, niiden luotettavuuteen ja yleistettävyyteen. Kaasuvuotutkimuksessa valittu kammiotyyppi, mahdolliset vuodot kammion ja ympäristön välillä, kammion aiheuttama olosuhteiden muutos ja mittausolosuhteet sekä voiden laskemiseen liittyvät tekijät, kuten kammion tilavuuden virhearviointi, voivat vaikuttaa mitattuihin voihin (Livingston & Hutchinson, 1995; Bain et al., 2005; Eckhardt et al., 2019). Mittaushetkellä syntyviä virheitä on

minimoitu kammion huolellisella tuulettamisella, kvartsihiekan käytöllä kauluksen tiivistämisessä, mittaajien yhteisellä mittausprotokollan suunnittelulla ja kammion tuulelta suojaamisella. Ilmaventtiilin merkitys kammion sisäpuolisen ja ulkopuolisen ilmanpaineen tasaaja on osoitettu tärkeäksi (Hutchinson & Livingston, 2001; Pavelka et al., 2018), ja ilmaventtiilin puuttuminen käytetystä kammiotyypistä voi vaikuttaa mitattuihin voihin. Myös kauluksen aiheuttama varjostus kivikkoisissa pisteissä, joissa kaulusta ei ole voitu asentaa tarpeeksi syvälle, on voinut johtaa GPP:n aliarviointiin todellisen PAR-arvon ollessa mitattua pienempi. Voiden laskemisessa on käytetty lineaarista regressiota, jonka käyttö on mahdollista mittausajan ollessa lyhyt. Lineaarinen regressio voi kuitenkin johtaa vuon väärinarviointiin myös lyhyillä mittausajoilla (Kutzbach et al., 2007), eikä virheen mahdollisuutta voida poissulkea, koska epälineaarista mallia ei testattu (Pavelka et al., 2018). Lineaarinen malli sovittui mitattuihin pitoisuusarvoihin visuaalisesti tarkasteltuna kuitenkin hyvin. Vuoaineiston keräämiseen ja käsittelyyn liittyneiden epävarmuuksien lisäksi tulosten luotettavuuteen voivat vaikuttaa ympäristömuuttujien keräämiseen liittyvät tekijät sekä aineiston määrä. Kuvat, joista vihreä peittävyys analysoitiin, otettiin samalta korkeudelta ja varjostettuna valaistusolojen kontrolloimiseksi, mutta runsaan kasvipeitteen ympäristöissä kuvien ylisaturoituminen on voinut johtaa vihreän peittävyyden aliarviointiin (Patrignani & Ochsner, 2015). Havaintojen määrä kasvillisuustyyppikohtaisissa aineistoissa vaihtelee, ja etenkin pystyvarvikon pieni aineistomäärä (12 mittausta 4 mittauspisteeltä) heikentää tulosten yleistettävyyttä.

Kontrolloidussa tutkimusasetelmassa, jossa aineisto koostuu ympäristögradientin eri osia edustavista pisteissä, ympäristömuuttujien ja voiden vaihtelua saadaan kasvatettua sekä satunnaiseen olosuhteiden vaihteluun liittyvää kohinaa pienennettyä. Samalla, kun koeasetelma mahdollistaa myös heikkojen ympäristömuuttujien ja voiden välisten vasteiden havaitsemisen, se tuo tulosten yleistämiseen epävarmuutta. Nivaatioiden ympäristögradieniteilta kerätty aineisto ei esimerkiksi edusta kaikkia kosteusolosuhteita, joten voiden ja maaperän kosteuden välillä havaittuja vasteita ei voida yleistää myös kosteikkoja sisältäville alueille. Koska kosteusolosuhteiden on havaittu vaikuttavan myös esimerkiksi lämpötilan voita säätelevään vaikutukseen (Oberbauer et al., 2007; Dagg & Lafleur, 2011; Olivas et al., 2011), voi tutkimusasetelman ja osin tutkimusjakson kuivuuden aiheuttaman kosteusolosuhteiden pienen vaihtelun vaikutus näkyä kosteuden lisäksi myös muiden tekijöiden vasteessa voihin. Ympäristögradientilla, jossa vaihettuvat samanaikaisesti useat hiilidioksidivoihin vaikuttavat tekijät, korrelaatiot eri ympäristömuuttujien välillä on huomioitava tulosten tarkastelussa. Esimerkiksi kasvillisuuden määrää kuvaavien muuttujien ja maaperän lämpötilan välillä koko aineistossa ja varvikkotyypeissä havaitun negatiivisen korrelaation takia maaperän lämpötila pystyi muuttujakohtaisissa malleissa selittämään voiden vaihtelua osin

kasvillisuuden määrän kautta. Muuttujien väliset yhteydet voivat vaikuttaa vasteiden sovittumiseen myös monimuuttujamalleissa, jos malli ei täysin pysty erottamaan muuttujien itsenäistä yhteyttä vuohon. Vaikka vahvasti korreloivia selittäviä muuttujia käytettiin selittäjinä vain erillisissä malleissa, voi lopullisesta mallista puuttuva, mutta mallin selittävän muuttujan kanssa korreloiva muuttuja vaikuttaa havaittujen vasteiden taustalla (Dormann et al., 2013).

Tutkimusasetelmassa on lisäksi tekijöitä, jotka voivat vaikuttaa havaittuihin tuloksiin, mutta joita ei ole käytetty selittävinä muuttujina tai muuten huomioitu malleissa. Kasvukauden pituuden vaikutus kasvillisuuden jakautumiseen nivaatioympäristöissä voi heikentää osin kasvillisuuden jakautumisen kautta hiilidioksidivoihin vaikuttavien tekijöiden yhteyttä voihin. Ongelma on suurempi koko aineistolle tehdyissä analyyseissä, koska kasvillisuustyyppien sisällä havainnot edustavat pääosin samaa nivaatiogradientin osaa, ja kasvukauden pituuden vaihtelu on vähäisempää ja pystytään huomioimaan nivaatiota kuvaavalla sekamuuttujalla. Koska ympäristöolosuhteiden rooli kasvillisuutta säätelevinä tekijöinä on mahdollisesti pienempi, voidaan sen sijaan kuitenkin hahmottaa ympäristömuuttujien itsenäistä roolia kasvillisuuden hiilivaihtoa ja maaperäeliöstön toimintaa säätelevinä tekijöinä. Aiemmin mainittujen lisäksi tutkimusasetelman ajallinen ulottuvuus voi vaikuttaa saatuihin tuloksiin. Mittausten sijoittuminen eri kasvukauden vaiheisiin lisää muuttujien arvojen vaihtelua aineistossa, mikä edesauttaa voiden sekä ympäristötekijöiden välisten vasteiden havaitsemista, mutta lisää samalla epävarmuuden havaittujen vasteiden pitävyydestä spatiaalisesti. Aiemmassa tutkimuksessa on viitteitä voiden ja niihin vaikuttavien tekijöiden vaihtelevan suuntaisista vasteista eri kasvukauden aikoina, mitä ei nyt huomioitu (La Puma et al., 2007; Nobrega & Grogan 2008). Vuot sekä olosuhteista ja kasvillisuuden määrästä kertovien muuttujien arvot vaihtelevat osin riippuen nivaatiosta ja pisteen sijainnista ympäristögradientilla, osin muiden tekijöiden kontrolloimana ja osin riippuen mittauskampanjasta eli havainnon ajankohdasta. Tärkeimmät tutkimusasetelmaan hierarkiaa luovat tekijät on pyritty huomioimaan malleissa sekamuuttujina, mutta hierarkiaa luovien tekijöiden vaikutusta tulosten taustalla ei voi täysin poissulkea.

#### **6.4.2 Mallien epävarmuustekijät**

Aineistoon liittyvien epävarmuuksien ohella tulosten tulkinnassa on huomioitava malliin liittyviä epävarmuuksia, jotka muodostuvat mallin rakenteeseen, sovittumiseen, mallivalintaan ja mallinnustuloksen arviointiin liittyvistä tekijöistä (Chatfield, 1995). Mallin rakenteeseen liittyen epävarmuutta mallinnustuloksiin tuo aineistossa esiintyvän pseudoreplikaation luoman hierarkian

huomioinnin onnistuminen. Sekamuuttujarakenne vaikuttaa siihen, miten hyvin itsenäisyyttä rikkovien tekijöiden vaikutus pystytään poistamaan, eikä sekamalli välttämättä ratkaise pseudoreplikaation tuomaa ongelmaa, jos sekamuuttujat valitaan väärin (Arnqvist, 2020). Huomioimalla nivaatiot eli tieto siitä, että aineisto koostuu erilaisista ympäristöistä kerättyjen havaintojen ryhmistä, ja kampanjat eli toisintomittausten ajallinen ero, hierarkian vaikutuksesta on huomioitu suuri osa. Aineiston hierarkiaa voisi jäsentää kuitenkin myös yksittäisten mittauspisteiden kautta tai huomioimalla tutkimuspisteiden asema nivaatiogradientilla. Sekarakenteen kompleksisuutta kuitenkin vältettiin, jotta malli sovituisi myös eri kasvillisuustyyppejä mallinnettaessa pienemmällä aineistolla. Vaihtoehtoisena sekarakenteena olisi voitu ottaa huomioon mittauspiste nivaation sijasta.

Mallin sovittumiseen liittyen on tuotava esille ylisovittumiseen liittyvä ongelma, jota esiintyi pystyvarvikon aineistoa mallinnettaessa, ja joka on voinut vaikuttaa joihinkin muuttujaryhmäkohtaisiin malleihin sekä yleismalleihin valikoituviin muuttujiin. Esimerkiksi pystyvarvikon NEE:n yleismalliin valikoituivat pH ja orgaanisen kerroksen paksuus siksi, että malli pystyi sekamuuttujien ansiosta selittämään arvojen vaihtelua aineistossa lähes täysin marginaalisen selityskyvyn ollessa vain kohtalainen. Mallin selittävien muuttujien ja sekamuuttujien selittäessä aineiston voiden hajontaa lähes täysin, mallinnustulosta ei voida vasteen tai selittävien muuttujien suhteen pitää yleistettävänä muihin aineistoihin tai sillä ei voida ennustaa niihin (Chatfield, 1995). Ylisovittumisesta johtuen mallista on saatettu poistaa muita keskeisiä vuon vaihtelun taustalla olleita muuttujia. Osassa pystyvarvikolle tehdyistä malleista ja yksittäisissä karukoille tehdyissä malleissa toiselle tai molemmille sekamuuttujista ei löytynyt niiden selittämää varianssia. Vaikka sekamuuttujan vaikutuksen puuttuminen ei vaikuttanut mallin selittävien muuttujien kulmakertoimiin, mallin vasteiden y-akselin leikkauspisteet on määritetty toisen sekamuuttujan tai muuttujien arvojen perusteella toisin, kuin valtaosassa malleista. Mallin sovittumiseen liittyen on lisäksi huomioitava vastemuuttujille koko aineistoa mallinnettaessa tehtyjen muunnosten vaikutus tuloksiin, koska muunnokset voivat vaikuttaa havaittuihin vasteisiin (Pek, Wong, & Wong, 2017). Koska myös mallin selittävien muuttujien valintatapa voi vaikuttaa monimuuttujamalleissa malliin valittaviin selittäviin muuttujiin, myöskään mallin valintatavan vaikutusta tuloksiin ei voida poissulkea (Müller, Scealy, & Welsh, 2013). Malleihin ovat valikoituneet ne muuttujat, jotka käytettyjen mallivalintakriteerien (BIC ja uskottavuusosamäärätesti) mukaan kuvaavat parhaiten voiden vaihtelua aineistossa. Malleihin ja aineistoon liittyy epävarmuustekijöitä, jotka vaikuttavat tuloksiin ja niiden yleistettävyyteen. Saatuja tuloksia on tarkasteltava suhteessa epävarmuuksiin ja tulokset tulkittava mallien ja aineiston ominaispiirteet huomioiden.

## 7. Johtopäätökset

Nivaatioiden muodostamilla ympäristögradienteilla kerätystä aineistosta tutkittiin voiden vaihtelua sekä sitä, miten eri mikroilmasto-, kasvillisuus- ja maaperämuuttajat selittävät voiden vaihtelua tundralla ja sen eri kasvillisuustyypeissä kasvukauden aikana. Vuot vaihtelivat kasvillisuuden määrältään ja koostumukseltaan vaihtelevalla tutkimusalueella siten, että ER:n vaihtelu oli GPP:tä pienempää, ja hiilidioksidin nettonielu kasvoi GPP:n kasvaessa ollen suurin pystyvarvikossa ja pienin karukossa. Havainnot ovat linjassa aiemman tutkimuksen kanssa, jossa pääosin kesävihantia varpuja kasvavassa pystyvarvikoissa GPP on ollut matalamman kasvillisuuden kasvillisuustyyppisiä suurempaa, mutta muita kasvillisuustyyppisiä suurempi ER jonkin verran heikentää pystyvarvikoiden kykyä toimia hiilidioksidin nettonieluina (Sørensen et al., 2018; Lafleur et al., 2020). Tulokset vahvistavat tietämystä aiemmin vähän tutkittujen karukkojen hiilenkierrosta (Virkkala et al., 2018), ja viittaavat karukoiden olevan pienten voiden ympäristöjä, jotka pienestä GPP:stä huolimatta voivat olla pieniä hiilidioksidin nettonieluja kasvukauden aikana. Kosteiden ympäristöjen painottuminen hiilidioksidin nettolähteinä olleissa pisteissä voi viitata kosteuden rooliin hiilidioksidin nettovaihtoa määrittävänä tekijänä etenkin pienen GPP:n ympäristöissä, joita hiilidioksidin nettolähteinä olleet pisteet tutkimuksessa olivat.

Kasvillisuuden määrä vaikutti olevan tärkeä GPP:n ja NEE:n vaihtelua selittävä tekijä koko aineistossa ja kasvillisuustyypeissä. Myös ER oli yhteydessä kasvillisuuden määrään, mikä vahvistaa käsitystä kasvillisuuden määrän ja ER:n yhteydestä, joka ei ole yhtä hyvin tunnettu, kuin yhteys GPP:n ja kasvillisuuden määrän välillä (La Puma et al., 2007; Street et al. 2007). Pystyvarvikoissa kasvillisuuden määrän ja ER:n yhteys oli muita kasvillisuustyyppisiä heikompi, mitä voi selittää kasvillisuuden määrästä riippumattoman hajotustoiminnan määrän vaihtelu ja kesävihantien varpujen muita kasviryhmiä suurempi respiraation herkkyys mikroilmasto-olosuhteiden vaihtelulle. GPP:n ja NEE:n kasvu kasvillisuuden korkeuden ja peittävyuden kasvaessa viittaa kasvillisuuden korkeuskasvun voimistavan hiilen sidontaa ja hiilidioksidin nettosidontaa pensaikoituvalla ja kasvillisuuden korkeutta kasvavalla tundralla (Myers-Smith et al., 2011; Bjorkman et al., 2018).

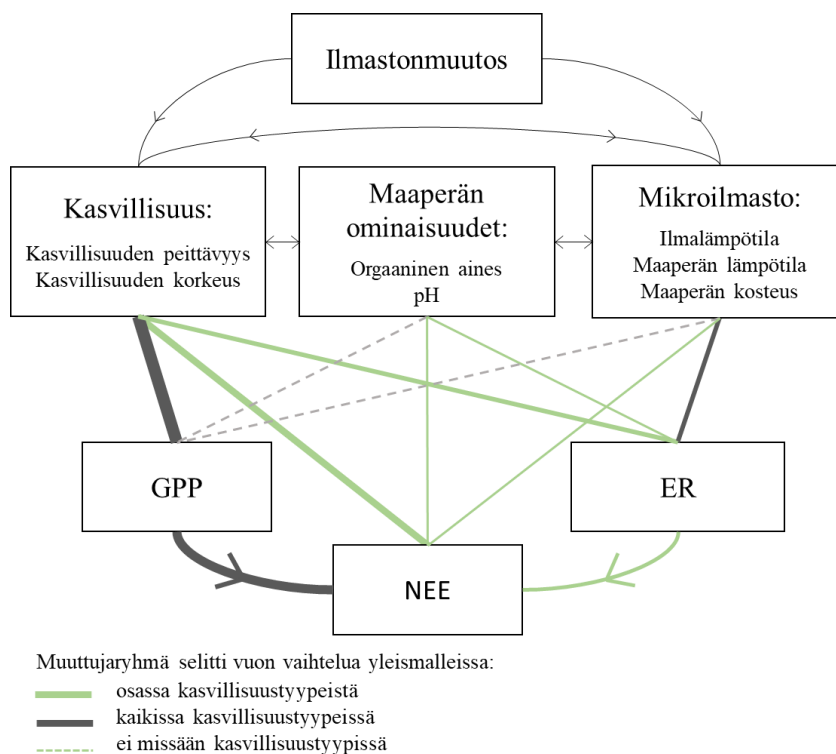
Ilmalämpötilan kyky selittää ER:n vaihtelua koko aineistossa ja kasvillisuustyypeissä karukkoa lukuun ottamatta viittaa ER:n olevan kasvillisuuden määrän lisäksi ilmalämpötilan säätelämää. Tutkimus tukee siten aiempaa havaintoa ilmalämpötilan merkityksestä ER:n säätelijänä (Cahoon et al., 2012). Pystyvarvikossa ilmalämpötilan kasvu oli muita kasvillisuustyyppisiä voimakkaammin yhteydessä suurempaan ER:ään, ja ilmaston muutoksen seurauksena nousevan ilmalämpötilan myötä

lisääntyvä ER voi heikentää etenkin pystyvarvikoiden hiilidioksidin nettonielua, jos ER:n lämpötilaherkkyys ei pienene kasvillisuuden respiraation lämpötilaan sopeutumisen tai hajotustoimintaa rajoittavien tekijöiden takia (Davidson & Janssens, 2006; Chapin et al., 2011). Pystyvarvikoiden GPP:n kasvu lämpötilan kasvaessa voi osin kompensoida ilmalämpötilan myötä kasvavan ER:n vaikutusta NEE:hen. Toisin, kuin aiemman tutkimuksen perusteella odotettiin (Grogan & Jonanson, 2005; Lafleur et al., 2020), maaperän lämpötila ei ollut karukkoja lukuun ottamatta tärkeä ER:n ja NEE:n vaihtelua selittävä tekijä, ja koko aineistossa sekä varvikkotyypeissä se oli yhteydessä pienempään ER:ään. Maaperän lämpötilan hajotustoimintaa lisäävä vaikutus on voinut olla pieni suhteessa autotrofiseen respiraatioon, eikä ole siksi ollut havaittavissa positiivisena vasteena ER:n ja maaperän lämpötilan välillä. Myös ilmalämpötilan vahva yhteys ER:n vaihteluun voi viitata autotrofisen respiraation suureen osuuteen ER:ssä. Varpukasvillisuuden maaperää varjostava vaikutus on laskenut maaperän lämpötilaa ja voinut hidastaa hajotustoimintaa vahvistaen myös autotrofisen respiraation osuutta ER:stä. Havainto korostaa aiemmissa tutkimuksissa esiin nostetun varjostusvaikutuksen merkitystä pensaistuvan tundran hiilidioksidin nettonielua vahvistavana tekijänä (Myers-Smith et al., 2011; Vowles & Björk, 2019). Kuivuus on voinut osaltaan hidastaa hajotustoimintaa, heikentää sen lämpötilariippuvuutta, ja siten pienentää hajotustoiminnan osuutta ER:stä. Maaperän kosteuden havaittiin olevan yksi keskeisistä ER:n vaihtelua selittävistä tekijöistä, mutta NEE:n säätelijöinä kosteusolosuhteiden rooli oli kuitenkin pieni karukkoja lukuun ottamatta. Tulokset viittaavat maaperän mikroilmasto-olosuhteiden merkitykseen NEE:n säätelijöinä erityisesti karukossa, jossa myös maaperän lämpötilan hiilidioksidin nettolähdettä vahvistava vaikutus kasvoi maaperän kosteuden kasvaessa.

Paksumpi orgaaninen kerros oli yhteydessä suurempaan ER:ään ja suurempaan hiilidioksidin nettolähteeseen koko aineistossa ja osassa kasvillisuustyypeistä. Tämä voi viitata orgaanisen aineksen määrän olevan yhteydessä hajotustoiminnan määrään tundraympäristöissä, joissa hajotustoimintaa on havaittu voivan rajoittaa hajotettavan orgaanisen aineksen määrä (Melle et al., 2015). Maaperän pH ei ollut tärkeä voita selittävä tekijä, mutta sen merkitys hiilidioksidivoiden säätelijöinä on voinut ilmetä osin kasvillisuuden määrän ja kasvillisuuden ominaisuuksien kautta (Gough et al., 2000; Eskelinen et al., 2009). Maaperän pH:n itsenäistä vaikutusta voihin on vaikea erottaa muista kasvillisuuteen ja maaperäeliöstöön vaikuttavista tekijöistä ympäristössä, jossa hiilenkiertoa säätelevät samanaikaisesti useat tekijät ja niiden yhdysvaikutukset.

Tulokset auttavat ymmärtämään kasvillisuustyyppin sekä kasvillisuuden koostumuksen roolia muuttuvien tundraympäristöjen hiilenkierrossa. Koska kasvillisuus-, mikroilmasto- ja

maaperämuuttujien kyky selittää voiden vaihtelua eri kasvillisuustyypeissä vaihteli, ja muuttujien sekä voiden välisissä vasteissa oli eroja kasvillisuustyyppien välillä, voivat eri kasvillisuustyyppit ja kasvillisuuden koostumukseltaan erilaiset ympäristöt olla eri tavalla herkkiä erilaiselle tundraympäristöissä tapahtuville muutoksille (Kuva 14). Tulokset korostavat myös hajotustoimintaa rajoittavien tekijöiden, kuten kuivuuden ja varjostavan varpukasvillisuuden maaperän lämpötilaa laskevan vaikutuksen merkitystä muuttuvan tundran ER:ää ja NEE:tä säätelevinä tekijöinä. Hajotustoiminnan määrään vaikuttavat kytkennät voivat määrittää tulevaisuudessa sitä, missä ympäristöissä mahdollinen kasvillisuuden määrän lisääntyminen kasvattaa hiilidioksidin nettonielua ja missä hajotustoiminnan määrän lisääntyminen heikentää hiilidioksidin nettonielua tai muuttaa ympäristön hiilidioksidin nettolähteeksi.



*Kuva 14. Hiilidioksidivoita säätelevät tekijät muuttuvassa tundraympäristössä ja kasvillisuustyyppin rooli siinä. Viivan paksuus kertoo vuon ja muuttujaryhmän välillä havaitun yhteyden voimakkuudesta. Katkoviivalla kuvatut yhteydet eivät tulleet ilmi tutkimuksen yleismalleissa. Vihreä väri kertoo muuttujaryhmän muuttujan/muuttujien sisältyneen vain osaan kasvillisuustyyppien vuota selittävistä yleismalleista ja harmaa muuttujaryhmän muuttujan/muuttujien selittäneen vuon vaihtelua kaikissa kasvillisuustyypeissä. Kasvillisuuden määrä selitti GPP:n vaihtelua yleismalleissa riippumatta kasvillisuustyyppistä indikoiden kasvillisuuden määrän muutosten keskeisestä yhteydestä GPP:n muutoksiin kaikissa kasvillisuustyypeissä. Myös mikroilmastomuuttujat selittivät ER:n vaihtelua yleismalleissa riippumatta kasvillisuustyyppistä indikoiden mikroilmastossa tapahtuvien*



*muutosten vaikuttavan ER:ään riippumatta kasvillisuustyyppistä. Sen sijaan kasvillisuuden määrän, maaperän ominaisuuksien ja mikroilmasto-olosuhteiden kyky selittää NEE:n vaihtelua sekä kasvillisuuden määrän ja maaperän ominaisuuksien yhteys ER:n vaihteluun vaihtelivat kasvillisuustyyppien välillä. Tulos viittaa ER:n ja NEE:n erilaiseen herkkyyteen näissä muuttujaryhmien muuttujissa tapahtuviin muutoksiin eri kasvillisuustyypeissä.*

Tundran hiilidioksidivoissa kasvillisuuden koostumuksen ja olosuhteiden muuttuessa tapahtuvien muutosten ymmärtämiseksi olisi keskeistä ymmärtää, miten kasvillisuuden koostumukseltaan erilaiset kasvillisuustyyppit eroavat voiltaan kasvukauden ulkopuolella. Kasvukauden ulkopuolella erilaiset hajotusolosuhteet eri kasvillisuustyypeissä ja mahdollinen hajotusolosuhteiden vaihtelu kasvillisuustyyppien sisällä voivat määrittää niiden vuotuista hiilidioksiditasetta. Kasvillisuuden koostumukseltaan samankaltaiset, mutta olosuhteiltaan erilaiset ympäristöt voivat reagoida muutoksiin eri tavoin, ja tutkimuksissa olisi hyvä huomioida laajasti olosuhteiltaan erilaisia ympäristöjä myös kasvillisuustyyppien sisällä. Kasvillisuuden koostumuksen ja hajotustoiminnan välisten kytkentöjen ymmärtäminen on keskeistä, jotta hiilen sidonnassa tapahtuvien muutosten suhde hajotustoiminnassa tapahtuviin muutoksiin opitaan ymmärtämään ja maaperän hiilivarastoihin liittyvät takaisinkytkennät olosuhteiltaan ja kasvillisuudeltaan erilaisissa ympäristöissä ennakoimaan.

## **8. Kiitokset**

Kiitän ohjaajiani Miska Luotoa ja Anna-Maria Virkkalaa antamistanne erinomaisista ohjeista ja kannustuksesta koko muutaman vuoden aikana kenttätöiden suunnittelusta gradun viimeistelyyn. Keskustelut, r-koodit ja zoom-palaverit auttoivat suuresti, eikä siirtyminen etäyhteyksiin haitannut hyvää yhteistyötä. BioGeoClimate Modelling Labin väkeä kiitän tsempeistä ja hyvästä seurasta niin Kumpulassa, kenttätöiden aikana kuin virtuaalisestikin. Kenttäparilleni Elisa Hanhirovalle suuri kiitos hyvästä yhteistyöstä ja ahkerasta Saanan kiipeämisestä. Ilman sinua graduaineistoa ei olisi tai ainakin se olisi puolet pienempi!

Kilpisjärven aseman henkilökunnalle suuri kiitos hyvästä ruoasta, majoituksesta, tiloista ja kannustuksesta. Muille asemalla majoittuneille ihmisille kiitokset hyvästä seurasta kenttätöiden aikana. Kiitos myös kaikille heille, jotka osallistuivat tutkimusvälineiden askarteluun ja ibuttonien teippaustalkoisiin ennen ja jälkeen kenttätöiden. Kiitos myös kaikille Lukelaisille, joiden kannustukset ovat auttaneet suuresti! Lopuksi haluan kiittää Maa- ja vesitekniikan tuki ry:tä, Ympäristön ystävät ry:tä sekä Geotieteiden ja maantieteen osastoa rahallisesta tuesta, joka mahdollisti pitkän kenttäkampanjan toteutuksen ja gradun kirjoittamisen.

## 9. Kirjallisuus

- Aalto, J., Le Roux, P. C., & Luoto, M. (2014). The meso-scale drivers of temperature extremes in high-latitude Fennoscandia. *Climate Dynamics*, 42(1-2), 237-252.
- Allison, S. D., & Treseder, K. K. (2008). Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology*, 14(12), 2898-2909.
- Arnqvist, G. (2020). Mixed models offer no freedom from degrees of freedom. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(4), 329-335.
- Atkin, O. K., Bloomfield, K. J., Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Asner, G. P., Bonal, D., . . . Cosio, E. G. (2015). Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *New Phytologist*, 206(2), 614-636.
- Bain, W. G., Hutrya, L., Patterson, D. C., Bright, A. V., Daube, B. C., Munger, J. W., & Wofsy, S. C. (2005). Wind-induced error in the measurement of soil respiration using closed dynamic chambers. *Agricultural and Forest Meteorology*, 131(3-4), 225-232.
- Barr, D. J., Levy, R., Scheepers, C., & Tily, H. J. (2013). Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: Keep it maximal. *Journal of Memory and Language*, 68(3), 255-278.
- Björk, R. G., & Molau, U. (2007). Ecology of alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(1), 34-43.
- Bjorkman, A. D., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P. S., . . . Forbes, B. C. (2018). Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*, 562(7725), 57-62.
- Blok, D., Faucherre, S., Banyasz, I., Rinnan, R., Michelsen, A., & Elberling, B. (2018). Contrasting above-and belowground organic matter decomposition and carbon and nitrogen dynamics in response to warming in high arctic tundra. *Global Change Biology*, 24(6), 2660-2672.
- Boelman, N. T., Stieglitz, M., Rueth, H. M., Sommerkorn, M., Griffin, K. L., Shaver, G. R., & Gamon, J. A. (2003). Response of NDVI, biomass, and ecosystem gas exchange to long-term warming and fertilization in wet sedge tundra. *Oecologia*, 135(3), 414-421.
- Butterbach-Bahl, K., Sander, B. O., Pelster, D., & Díaz-Pinés, E. (2016). Quantifying greenhouse gas emissions from managed and natural soils. Cham: Springer.
- Cahoon, S. M., Sullivan, P. F., & Post, E. (2016). Greater abundance of *betula nana* and early onset of the growing season increase ecosystem CO<sub>2</sub> uptake in West Greenland. *Ecosystems*, 19(7), 1149-1163.
- Cannone, N., Ponti, S., Christiansen, H. H., Christensen, T. R., Pirk, N., & Guglielmin, M. (2019). Effects of active layer seasonal dynamics and plant phenology on CO<sub>2</sub> land-atmosphere fluxes at polygonal tundra in the high arctic Svalbard. *Catena*, 174, 142-153. doi:10.1016/j.catena.2018.11.013
- Chapin, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). Principles of terrestrial ecosystem ecology (toinen painos). New York, Dordrecht, Heidelberg, London: Springer.
- Chatfield, C. (1995). Model uncertainty, data mining and statistical inference. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (Statistics in Society)*, 158(3), 419-444.
- Christiansen, H. H. (1998). Nivation forms and processes in unconsolidated sediments, NE Greenland. *Earth Surface Processes and Landforms: The Journal of the British*

Geomorphological Group, 23(8), 751-760.

- Cornelissen, J. H., (1996). An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, , 573-582.
- Cornelissen, J. H., Van Bodegom, P. M., Aerts, R., Callaghan, T. V., Van Logtestijn, R. S., Alatalo, J., . . . Gwynn-Jones, D. (2007). Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters*, 10(7), 619-627.
- Cotrufo, M. F., Soong, J. L., Horton, A. J., Campbell, E. E., Haddix, M. L., Wall, D. H., & Parton, W. J. (2015). Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience*, 8(10), 776.
- Dagg, J., & Lafleur, P. (2011). Vegetation community, foliar nitrogen, and temperature effects on tundra CO<sub>2</sub> exchange across a soil moisture gradient. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 43(2), 189-197.
- Davidson, E. A., Savage, K., Verchot, L. V., & Navarro, R. (2002). Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113(1-4), 21-37.
- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(7081), 165.
- De Deyn, G. B., Cornelissen, J. H., & Bardgett, R. D. (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11(5), 516-531.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., . . . Leitao, P. J. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46.
- Eckert, D. (2015). Photosynthetic response to increasing temperatures - a comparison between prostrate and erect alpine shrubs. Master's Thesis.
- Eckhardt, T., Knoblauch, C., Kutzbach, L., Holl, D., Simpson, G., Abakumov, E., & Pfeiffer, E. (2019). Partitioning net ecosystem exchange of CO<sub>2</sub> on the pedon scale in the lena river delta, siberia. *Biogeosciences*, 16(7)
- Ernakovich, J. G., Hopping, K. A., Berdanier, A. B., Simpson, R. T., Kachergis, E. J., Steltzer, H., & Wallenstein, M. D. (2014). Predicted responses of arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change. *Global Change Biology*, 20(10), 3256-3269.
- Eskelinen, A., Stark, S., & Männistö, M. (2009). Links between plant community composition, soil organic matter quality and microbial communities in contrasting tundra habitats. *Oecologia*, 161(1), 113-123.
- Evgrafova, A., de la Haye, Tilman Rene, Haase, I., Shibistova, O., Guggenberger, G., Tananaev, N., . . . Spielvogel, S. (2018). Small-scale spatial patterns of soil organic carbon and nitrogen stocks in permafrost-affected soils of northern siberia. *Geoderma*, 329, 91-107.  
doi:10.1016/j.geoderma.2018.05.014
- Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1), 317-345.
- Fletcher, B. J., Gornall, J. L., Poyatos, R., Press, M. C., Stoy, P. C., Huntley, B., . . . Phoenix, G. K. (2012). Photosynthesis and productivity in heterogeneous arctic tundra: Consequences for ecosystem function of mixing vegetation types at stand edges. *Journal of Ecology*, 100(2), 441-451.

- Frost, G. V., Epstein, H. E., & Walker, D. A. (2014). Regional and landscape-scale variability of landsat-observed vegetation dynamics in northwest siberian tundra. *Environmental Research Letters*, 9(2), 025004.
- Gagnon, M., Domine, F., & Boudreau, S. (2019). The carbon sink due to shrub growth on arctic tundra: A case study in a carbon-poor soil in Eastern Canada. *Environmental Research Communications*, 1(9), 091001.
- Gareth, J., Daniela, W., Trevor, H., & Robert, T. (2013). *An introduction to statistical learning: With applications in R* Springer.
- Giesler, R., Esberg, C., Lagerström, A., & Graae, B. J. (2012). Phosphorus availability and microbial respiration across different tundra vegetation types. *Biogeochemistry*, 108(1), 429-445.
- Gough, L., Shaver, G. R., Carroll, J., Royer, D. L., & Laundre, J. A. (2000). Vascular plant species richness in Alaskan arctic tundra: The importance of soil pH. *Journal of Ecology*, 88(1), 54-66.
- Green, K., & Pickering, C. (2009). Vegetation, microclimate and soils associated with the latest-lying snowpatches in Australia. *Plant Ecology & Diversity*, 2(3), 289-300.  
doi:10.1080/17550870903019275
- Grogan, P., Illeris, L., Michelsen, A., & Jonasson, S. (2001). Respiration of recently-fixed plant carbon dominates mid-winter ecosystem CO<sub>2</sub> production in sub-arctic heath tundra. *Climatic Change*, 50(1), 129-142.
- Grogan, P., & Jonasson, S. (2005). Temperature and substrate controls on intra-annual variation in ecosystem respiration in two subarctic vegetation types. *Global Change Biology*, 11(3), 465-475.
- Hartley, I. P., Hopkins, D. W., Sommerkorn, M., & Wookey, P. A. (2010). The response of organic matter mineralisation to nutrient and substrate additions in sub-arctic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(1), 92-100.
- Hartmann, D. L., Tank, A., Rusticucci, M., Alexander, L. V., Brönnimann, S., Charabi, Y., . . . Kaplan, A. (2013). *Observations: Atmosphere and surface: Climate change 2013 The physical science basis: Working group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, 159.
- Hauke, J., & Kossowski, T. (2011). Comparison of values of Pearson's and Spearman's correlation coefficients on the same sets of data. *Quaestiones Geographicae*, 30(2), 87-93.
- Heimann, M., & Reichstein, M. (2008). Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 451(7176), 289.
- Heinemeyer, A., & McNamara, N. P. (2011). Comparing the closed static versus the closed dynamic chamber flux methodology: Implications for soil respiration studies. *Plant and Soil*, 346(1), 145-151.
- Heskel, M. A., O'Sullivan, O. S., Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Weerasinghe, L. K., Penillard, A., . . . Xiang, J. (2016). Convergence in the temperature response of leaf respiration across biomes and plant functional types. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(14), 3832-3837.
- Hinzman, L. D., Deal, C. J., McGuire, A. D., Mernild, S. H., Polyakov, I. V., & Walsh, J. E. (2013). Trajectory of the arctic as an integrated system. *Ecological Applications*, 23(8), 1837-1868.
- Huemmrich, K. F., Kinoshita, G., Gamon, J. A., Houston, S., Kwon, H., & Oechel, W. C. (2010). Tundra carbon balance under varying temperature and moisture regimes. *Journal of Geophysical*

Research: Biogeosciences, 115(G4)

- Hugelius, G., Strauss, J., Zubrzycki, S., Harden, J. W., Schuur, E. A. G., Ping, C. -, . . . Kuhry, P. (2014). Estimated stocks of circumpolar permafrost carbon with quantified uncertainty ranges and identified data gaps. *Biogeosciences*, 11(23), 6573-6593. doi:10.5194/bg-11-6573-2014
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54(2), 187-211.
- Hutchinson, G. L., & Livingston, G. P. (2001). Vents and seals in non-steady-state chambers used for measuring gas exchange between soil and the atmosphere. *European Journal of Soil Science*, 52(4), 675-682.
- Janzen, H. H. (2004). Carbon cycling in earth systems—a soil science perspective. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 104(3), 399-417.
- Jarvis, P. G., & McNaughton, K. G. (1986). Stomatal control of transpiration: Scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research*, 15, 1-49.
- Keenan, T. F., & Williams, C. A. (2018). The terrestrial carbon sink. *Annual Review of Environment and Resources*, 43(1), 219-243. doi:10.1146/annurev-environ-102017-030204
- Kemppinen, J. (2020). Soil moisture and its importance for tundra plants. *Väitöskirja, Helsingin yliopisto*, Turku: Painosalama 2020
- Knowles, J. F., Blanken, P. D., & Williams, M. W. (2015). Soil respiration variability across a soil moisture and vegetation community gradient within a snow-scoured alpine meadow. *Biogeochemistry*, 125(2), 185-202.
- Kozak, M., & Piepho, H. (2018). What's normal anyway? residual plots are more telling than significance tests when checking ANOVA assumptions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 204(1), 86-98.
- Kuha, J. (2004). AIC and BIC: Comparisons of assumptions and performance. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 188-229.
- Kulmala, L., Pumpanen, J., Pohja, T., Laakso, H., Siivola, E., Hari, P., & Vesala, T. (2004). A novel automatic chamber to measure soil CO<sub>2</sub> efflux. *Proceedings of the Finnish Center of Excellence and Graduate School in Physics, Chemistry, Biology and Meteorology of Atmospheric Composition and Climate Change' Annual Workshop 17.-19.5.2010. Report Series in Aerosol Science*, 109, 3.
- Kutzbach, L., Schneider, J., Sachs, T., Giebels, M., Nykänen, H., Shurpali, N. J., . . . Wilmking, M. (2007). CO<sub>2</sub> flux determination by closed-chamber methods can be seriously biased by inappropriate application of linear regression. *Biogeosciences*, 4(6), 1005-1025.
- La Puma, I. P., Philippi, T. E., & Oberbauer, S. F. (2007). Relating NDVI to ecosystem CO<sub>2</sub> exchange patterns in response to season length and soil warming manipulations in arctic Alaska. *Remote Sensing of Environment*, 109(2), 225-236.
- Lafleur, P. M., Campeau, B., & Sohee, K. (2020). Carbon dioxide fluxes of tundra vegetation communities on an esker top in the low-arctic. *Advances in Polar Science*, , 167-177.
- Lafleur, P. M., & Humphreys, E. R. (2018). Tundra shrub effects on growing season energy and carbon dioxide exchange. *Environmental Research Letters*, 13(5), 055001.
- Laisk, A., Eichelmann, H., & Oja, V. (2006). C<sub>3</sub> photosynthesis in silico. *Photosynthesis Research*, 90(1), 45-66.

- Landrum, L., & Holland, M. M. (2020). Extremes become routine in an emerging new arctic. *Nature Climate Change*, 10(12), 1108-U56. doi:10.1038/s41558-020-0892-z
- Larsen, K. S., Ibrom, A., Jonasson, S., Michelsen, A., & Beier, C. (2007). Significance of cold-season respiration and photosynthesis in a subarctic heath ecosystem in Northern Sweden. *Global Change Biology*, 13(7), 1498-1508.
- Lawrence, D. M., & Slater, A. G. (2005). A projection of severe near-surface permafrost degradation during the 21st century. *Geophysical Research Letters*, 32(24), L24401.
- Leffler, A. J., Klein, E. S., Oberbauer, S. F., & Welker, J. M. (2016). Coupled long-term summer warming and deeper snow alters species composition and stimulates gross primary productivity in tussock tundra. *Oecologia*, 181(1), 287-297.
- Lehmann, J., & Kleber, M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528(7580), 60.
- Litaor, M. I., Williams, M., & Seastedt, T. R. (2008). Topographic controls on snow distribution, soil moisture, and species diversity of herbaceous alpine vegetation, Niwot ridge, Colorado. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 113(G2)
- Livingston, G. P., & Hutchinson, G. L. (1995). Enclosure-based measurement of trace gas exchange: Applications and sources of error. *Biogenic Trace Gases: Measuring Emissions from Soil and Water*, 51, 14-51.
- López-Blanco, E., Lund, M., Christensen, T. R., Tamstorf, M. P., Smallman, T. L., Slevin, D., . . . Williams, M. (2018). Plant traits are key determinants in buffering the meteorological sensitivity of net carbon exchanges of arctic tundra. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 123(9), 2675-2694.
- Luo, Y. (2007). Terrestrial carbon cycle feedback to climate warming. *Annual review of ecology, evolution and systematics.*, 38, 683-712.
- Marushchak, M. E., Kiepe, I., Biasi, C., Elsakov, V., Friborg, T., Johansson, T., . . . Martikainen, P. J. (2013). Carbon dioxide balance of subarctic tundra from plot to regional scales. *Biogeosciences*, 10(1), 437-452.
- McGuire, A. D., Christensen, T. R., Hayes, D. J., Heroult, A., Euskirchen, E., Yi, Y., . . . Miller, P. A. (2012). An assessment of the carbon balance of arctic tundra: Comparisons among observations, process models, and atmospheric inversions. *Biogeosciences Discussions*, 9, 4543.
- McLaren, J. R., Buckeridge, K. M., van de Weg, Martine J, Shaver, G. R., Schimel, J. P., & Gough, L. (2017). Shrub encroachment in arctic tundra: *Betula nana* effects on above-and belowground litter decomposition. *Ecology*, 98(5), 1361-1376.
- Melle, C., Wallenstein, M., Darrouzet-Nardi, A., & Weintraub, M. N. (2015). Microbial activity is not always limited by nitrogen in arctic tundra soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 90, 52-61.
- Mikan, C. J., Schimel, J. P., & Doyle, A. P. (2002). Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(11), 1785-1795.
- Miller, R. O., & Kissel, D. E. (2010). Comparison of soil pH methods on soils of north america. *Soil Science Society of America Journal*, 74(1), 310-316.
- Minasny, B., McBratney, A. B., Brough, D. M., & Jacquier, D. (2011). Models relating soil pH measurements in water and calcium chloride that incorporate electrolyte concentration. *European Journal of Soil Science*, 62(5), 728-732.

- Moyano, F. E., Manzoni, S., & Chenu, C. (2013). Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: An exploration of processes and models. *Soil Biology and Biochemistry*, 59, 72-85.
- Müller, S., Scealy, J. L., & Welsh, A. H. (2013). Model selection in linear mixed models. *Statistical Science*, 28(2), 135-167.
- Myers-Smith, I. H., & Hik, D. S. (2013). Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow–shrub interactions. *Ecology and Evolution*, 3(11), 3683-3700.
- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., . . . Lévesque, E. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: Dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6(4), 045509.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133-142.
- Niittynen, P., Heikkinen, R. K., Aalto, J., Guisan, A., Kemppinen, J., & Luoto, M. (2020). Fine-scale tundra vegetation patterns are strongly related to winter thermal conditions. *Nature Climate Change*, 10(12), 1143-1148.
- Niittynen, P., & Luoto, M. (2018). The importance of snow in species distribution models of arctic vegetation. *Ecography*, 41(6), 1024-1037.
- Nobrega, S., & Grogan, P. (2008). Landscape and ecosystem-level controls on net carbon dioxide exchange along a natural moisture gradient in Canadian low arctic tundra. *Ecosystems*, 11(3), 377-396.
- Novkaniza, F., Notodiputro, K. A., & Sartono, B. (2018). (2018). Bootstrap confidence interval of prediction for small area estimation based on linear mixed model. Paper presented at the IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, , 187(1) 012040.
- Nowinski, N. S., Trumbore, S. E., Schuur, E. A., Mack, M. C., & Shaver, G. R. (2008). Nutrient addition prompts rapid destabilization of organic matter in an arctic tundra ecosystem. *Ecosystems*, 11(1), 16-25.
- Oberbauer, S. F., Tweedie, C. E., Welker, J. M., Fahnestock, J. T., Henry, G. H., Webber, P. J., . . . Elmore, E. (2007). Tundra CO<sub>2</sub> fluxes in response to experimental warming across latitudinal and moisture gradients. *Ecological Monographs*, 77(2), 221-238.
- Oksanen, L. (2001). Logic of experiments in ecology: Is pseudoreplication a pseudoissue? *Oikos*, 94(1), 27-38.
- Olivas, P. C., Oberbauer, S. F., Tweedie, C., Oechel, W. C., Lin, D., & Kuchy, A. (2011). Effects of fine-scale topography on CO<sub>2</sub> flux components of Alaskan coastal plain tundra: Response to contrasting growing seasons. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 43(2), 256-266.
- Ostler, W. K., Harper, K. T., McKnight, K. B., & Anderson, D. C. (1982). The effects of increasing snowpack on a subalpine meadow in the Uinta mountains, Utah, USA. *Arctic and Alpine Research*, 14(3), 203-214.
- Parker, T. C., Subke, J., & Wookey, P. A. (2015). Rapid carbon turnover beneath shrub and tree vegetation is associated with low soil carbon stocks at a subarctic treeline. *Global Change Biology*, 21(5), 2070-2081.
- Patrignani, A., & Ochsner, T. E. (2015). Canopeo: A powerful new tool for measuring fractional green canopy cover. *Agronomy Journal*, 107(6), 2312-2320.

- Pavelka, M., Acosta, M., Kiese, R., Altimir, N., Brummer, C., Crill, P., . . . Graf, A. (2018). Standardisation of chamber technique for CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>O and CH<sub>4</sub> fluxes measurements from terrestrial ecosystems
- Pearson, R. G., Phillips, S. J., Lorant, M. M., Beck, P. S., Damoulas, T., Knight, S. J., & Goetz, S. J. (2013). Shifts in arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature Climate Change*, 3(7), 673.
- Pek, J., Wong, O., & Wong, A. C. (2017). Data transformations for inference with linear regression: Clarifications and recommendations. *Practical Assessment, Research, and Evaluation*, 22(1), 9.
- Petraglia, A., Cacciatori, C., Chelli, S., Fenu, G., Calderisi, G., Gargano, D., . . . Carbognani, M. (2019). Litter decomposition: Effects of temperature driven by soil moisture and vegetation type. *Plant and Soil*, 435(1), 187-200.
- Phillips, C. A., & Wurzbarger, N. (2019). Elevated rates of heterotrophic respiration in shrub-conditioned arctic tundra soils. *Pedobiologia*, 72, 8-15.
- Pickering, C., Green, K., Barros, A. A., & Venn, S. (2014). A resurvey of late-lying snowpatches reveals changes in both species and functional composition across snowmelt zones. *Alpine Botany*, 124(2), 93-103.
- Pirinen, P., Simola, H., Aalto, J., Kaukoranta, J., Karlsson, P., & Ruuhela, R. (2012). Tilastoja suomen ilmastosta 1981-2010, Ilmatieteen laitos, Raportteja 2012:1, Helsinki: Unigrafia
- Post, E., Forchhammer, M. C., Bret-Harte, M. S., Callaghan, T. V., Christensen, T. R., Elberling, B., . . . Høye, T. T. (2009). Ecological dynamics across the arctic associated with recent climate change. *Science*, 325(5946), 1355-1358.
- Pumpanen, J., Kolari, P., Ilvesniemi, H., Minkkinen, K., Vesala, T., Niinistö, S., . . . Pihlatie, M. (2004). Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO<sub>2</sub> efflux. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123(3-4), 159-176.
- Read, D. J., Leake, J. R., & Perez-Moreno, J. (2004). Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany*, 82(8), 1243-1263.
- Reich, P. B., Walters, M. B., Ellsworth, D. S., Vose, J. M., Volin, J. C., Gresham, C., & Bowman, W. D. (1998). Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 114(4), 471-482.
- Sarneel, J. M., Sundqvist, M. K., Molau, U., Björkman, M. P., & Alatalo, J. M. (2020). Decomposition rate and stabilization across six tundra vegetation types exposed to > 20 years of warming. *Science of the Total Environment*, 724, 138304.
- Schmidt, M. W., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., . . . Manning, D. A. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478(7367), 49.
- Schuur, E. A., Bockheim, J., Canadell, J. G., Euskirchen, E., Field, C. B., Goryachkin, S. V., . . . Lee, H. (2008). Vulnerability of permafrost carbon to climate change: Implications for the global carbon cycle. *Bioscience*, 58(8), 701-714.
- Seastedt, T. R., & Vaccaro, L. (2001). Plant species richness, productivity, and nitrogen and phosphorus limitations across a snowpack gradient in alpine tundra, Colorado, USA. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 33(1), 100-106.
- Sharp, E. D., Sullivan, P. F., Steltzer, H., Csank, A. Z., & Welker, J. M. (2013). Complex carbon

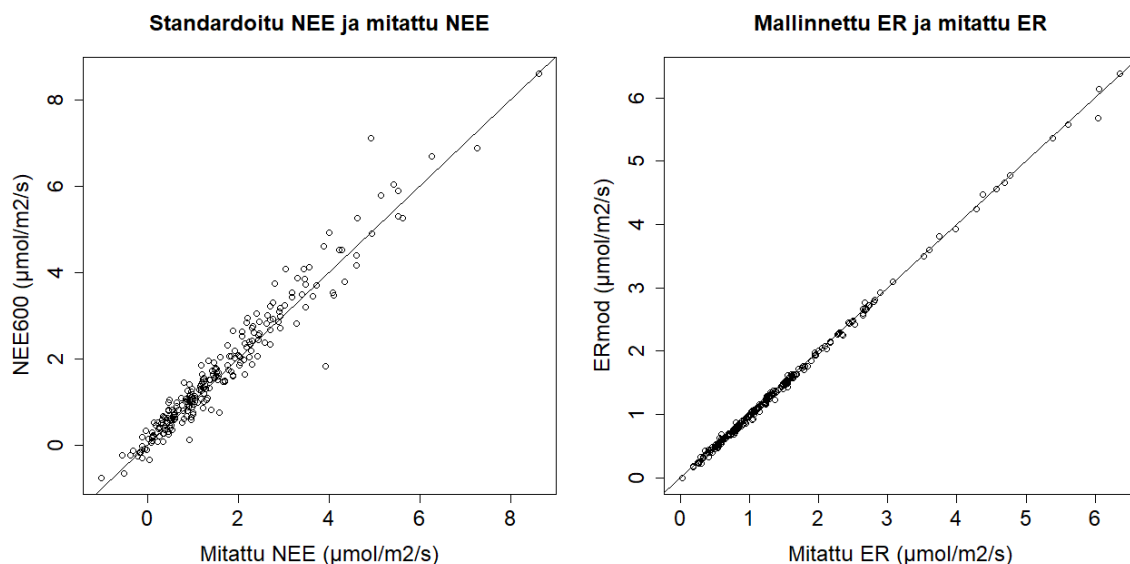


- cycle responses to multilevel warming and supplemental summer rain in the high Arctic. *Global Change Biology*, 19(6), 1780-1792.
- Shaver, G. R., Giblin, A. E., Nadelhoffer, K. J., Thielert, K. K., Downs, M. R., Laundre, J. A., & Rastetter, E. B. (2006). Carbon turnover in Alaskan tundra soils: Effects of organic matter quality, temperature, moisture and fertilizer. *Journal of Ecology*, 94(4), 740-753.
- Sistla, S. A., Asao, S., & Schimel, J. P. (2012). Detecting microbial N-limitation in tussock tundra soil: Implications for arctic soil organic carbon cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 55, 78-84.
- Sjögersten, S., Van der Wal, R., & Woodin, S. J. (2006). Small-scale hydrological variation determines landscape CO<sub>2</sub> fluxes in the high arctic. *Biogeochemistry*, 80(3), 205-216.
- Sørensen, M. V., Graae, B. J., Classen, A., Enquist, B. J., & Strimbeck, R. (2019). Drivers of C cycling in three arctic-alpine plant communities. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 51(1), 128-147.
- Sørensen, M. V., Strimbeck, R., Nystuen, K. O., Kapas, R. E., Enquist, B. J., & Graae, B. J. (2018). Draining the pool? carbon storage and fluxes in three alpine plant communities. *Ecosystems*, 21(2), 316-330.
- Stark, S., Männistö, M. K., & Eskelinen, A. (2014). Nutrient availability and pH jointly constrain microbial extracellular enzyme activities in nutrient-poor tundra soils. *Plant and Soil*, 383(1-2), 373-385.
- Strauss, J., Schirrmeister, L., Grosse, G., Fortier, D., Hugelius, G., Knoblauch, C., . . . Schuur, E. A. (2017). Deep yedoma permafrost: A synthesis of depositional characteristics and carbon vulnerability. *Earth-Science Reviews*, 172, 75-86.
- Street, L. E., Shaver, G. R., Williams, M., & Van Wijk, M. T. (2007). What is the relationship between changes in canopy leaf area and changes in photosynthetic CO<sub>2</sub> flux in arctic ecosystems? *Journal of Ecology*, 95(1), 139-150.
- Strimbeck, G. R., Graae, B. J., Lang, S., & Sørensen, M. V. (2019). Functional group contributions to carbon fluxes in arctic-alpine ecosystems. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 51(1), 58-68.
- Sun, T., Wang, Y., Hui, D., Jing, X., & Feng, W. (2020). Soil properties rather than climate and ecosystem type control the vertical variations of soil organic carbon, microbial carbon, and microbial quotient. *Soil Biology and Biochemistry*, 148, 107905.
- Sundqvist, M. K., Sanders, N. J., Dorrepaal, E., Lindén, E., Metcalfe, D. B., Newman, G. S., . . . Classen, A. T. (2020). Responses of tundra plant community carbon flux to experimental warming, dominant species removal and elevation. *Functional Ecology*,
- Tarnocai, C., Canadell, J. G., Schuur, E. A., Kuhry, P., Mazhitova, G., & Zimov, S. (2009). Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(2)
- Team, R. C. (2020). A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. URL <https://www.r-project.org/>,
- Treat, C. C., Marushchak, M. E., Voigt, C., Zhang, Y., Tan, Z., Zhuang, Q., . . . Hugelius, G. (2018). Tundra landscape heterogeneity, not interannual variability, controls the decadal regional carbon balance in the Western Russian Arctic. *Global Change Biology*, 24(11), 5188-5204.
- Treharne, R., Bjerke, J. W., Tømmervik, H., & Phoenix, G. K. (2020). Extreme event impacts on

- CO<sub>2</sub> fluxes across a range of high latitude, shrub-dominated ecosystems. *Environmental Research Letters*, 15(10), 104084.
- Trumbore, S. E. (1997). Potential responses of soil organic carbon to global environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(16), 8284-8291.
- Venn, S. E., & Morgan, J. W. (2007). Phytomass and phenology of three alpine snowpatch species across a natural snowmelt gradient. *Australian Journal of Botany*, 55(4), 450-456.
- Verbyla, A. P. (2019). A note on model selection using information criteria for general linear models estimated using REML. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*, 61(1), 39-50.
- Virkkala, A., Virtanen, T., Lehtonen, A., Rinne, J., & Luoto, M. (2018). The current state of CO<sub>2</sub> flux chamber studies in the arctic tundra: A review. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 42(2), 162-184.
- Vowles, T., & Björk, R. G. (2019). Implications of evergreen shrub expansion in the arctic. *Journal of Ecology*, 107(2), 650-655.
- Walker, D. A., Raynolds, M. K., Daniels, F., Einarsson, E., Elvebakk, A., Gould, W. A., . . . CAVM Team. (2005). The circumpolar arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science*, 16(3), 267-282.
- Walz, J., Knoblauch, C., Böhme, L., & Pfeiffer, E. (2017). Regulation of soil organic matter decomposition in permafrost-affected siberian tundra soils-impact of oxygen availability, freezing and thawing, temperature, and labile organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 110, 34-43.
- Wang, Y., Yuan, F., Yuan, F., Gu, B., Hahn, M. S., Torn, M. S., . . . Zona, D. (2019). Mechanistic modeling of microtopographic impacts on CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> fluxes in an Alaskan tundra ecosystem using the CLM-Microbe model. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 11(12), 4288-4304.
- Whittinghill, K. A., & Hobbie, S. E. (2011). Effects of landscape age on soil organic MatterProcessing in Northern Alaska. *Soil Science Society of America Journal*, 75(3), 907-917.
- Whittinghill, K. A., & Hobbie, S. E. (2012). Effects of pH and calcium on soil organic matter dynamics in Alaskan tundra. *Biogeochemistry*, 111(1-3), 569-581.
- Wild, B., Gentsch, N., Čapek, P., Diáková, K., Alves, R. J. E., Bárta, J., . . . Kuhry, P. (2016). Plant-derived compounds stimulate the decomposition of organic matter in arctic permafrost soils. *Scientific Reports*, 6(1), 1-11.
- Wild, B., Schnecker, J., Alves, R. J. E., Barsukov, P., Bárta, J., Čapek, P., . . . Lashchinskiy, N. (2014). Input of easily available organic C and N stimulates microbial decomposition of soil organic matter in arctic permafrost soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 75, 143-151.
- Williams, M., Street, L. E., Van Wijk, M. T., & Shaver, G. R. (2006). Identifying differences in carbon exchange among arctic ecosystem types. *Ecosystems*, 9(2), 288-304.
- Wohlfahrt, G., & Gu, L. (2015). The many meanings of gross photosynthesis and their implication for photosynthesis research from leaf to globe. *Plant, Cell & Environment*, 38(12), 2500-2507.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 3-14.
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* Springer Science & Business Media.

## 10. Liitteet

Liite 1. Standardoidun NEE ( $NEE_{600}$ ) ja mallinnetun ER ( $ER_{mod}$ ) poikkeama mitatuista NEE ja ER arvoista.  $NEE_{600}$  arvoja on verrattu ensimmäisen varjostusasteen (PPFD 500-700  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) arvoihin.



### Liite 2. Käytetyt R-paketit

R-paketti	Viite	Käyttökohde
lme4	Douglas Bates, Martin Maechler, Ben Bolker, Steve Walker (2015). Fitting Linear Mixed Effects Models Using lme4. Journal of Statistical Software, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.	Sekamallien sovitus ja luottamusvälit
MuMIn	Kamil Barton (2020). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. <a href="https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn">https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn</a>	Sekamallien selityskyky
interactions	Long J. A. (2019). Interactions: Comprehensive, User-Friendly Toolkit for Probing Interactions. R package version 1.1.0, URL: <a href="https://cran.rproject.org/package=interactions">https://cran.rproject.org/package=interactions</a>	Interaktiokuvaaja
jtools	Long JA (2020). _jtools: Analysis and Presentation of Social Scientific Data. R package version 2.1.0, URL: <a href="https://cran.r-project.org/package=jtools">https://cran.r-project.org/package=jtools</a>	Mallien vasteet ja efektikoko
merTools	Jared E. Knowles and Carl Frederick (2020). merTools: Tools for Analyzing Mixed Effect Regression Models. R package version 0.5.2. <a href="https://CRAN.R-project.org/package=merTools">https://CRAN.R-project.org/package=merTools</a>	Sekamuuttujien vaikutuksen vertailu
ggplot2	H. Wickham. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag, New York, 2016.	visualisointi
psych	Revelle, W. (2020) psych: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, <a href="https://CRAN.R-project.org/package=psych">https://CRAN.R-project.org/package=psych</a> Version = 2.0.12.	Tilastolliset tunnusluvut

car	John Fox and Sanford Weisberg (2019). An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <a href="https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/">https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/</a>	Anova, Levenen testi
onewaytests	Dag, O., Dolgun, A., Konar, N.M. (2018). onewaytests: An R Package for One-Way Tests in Independent Groups Designs. The R Journal, 10:1, 175-199.	Welchin testi
ggpubr	Alboukadel Kassambara (2020). ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots. R package version 0.4.0. <a href="https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr">https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr</a>	visualisointi
ggforce	Thomas Lin Pedersen (2020). ggforce: Accelerating 'ggplot2'. R package version 0.3.2. <a href="https://CRAN.R-project.org/package=ggforce">https://CRAN.R-project.org/package=ggforce</a>	visualisointi
redres	Katherine Goode, Kellie McClernon, Jing Zhao, Yudi Zhang and Yonghui Huo. (2021). redres: Residuals and Diagnostic Plots for Mixed Models. R package version 0.0.0.9. <a href="https://github.com/goodekat/redres.git">https://github.com/goodekat/redres.git</a>	residuaalikuvaajat

### Liite 3. Ympäristömuuttujien tilastollisia tunnuslukuja koko aineistossa.

Muuttaja	Keskiarvo	Keskihajonta	Mediaani	Minimi	Maksimi
Vihreä peittävyys (%)	15,7	12,1	12,9	0,1	56,6
Kasvillisuuden korkeus (cm)	4,8	2,3	4,5	0,5	13,0
Kasvipeittävyys (%)	35	23	33	1	100
Maaperän lämpötila (C°)	10,8	2,6	10,4	4,9	18,2
Ilmalämpötila (C°)	16,8	4,0	16,2	9,3	27,7
Maaperän kosteus (VWC %)	19,9	10,2	19,0	2,2	59,6
Orgaanisen kerroksen paksuus (cm)	2,2	2,1	1,5	0,3	9,0
pH	4,4	0,5	4,3	3,3	5,9

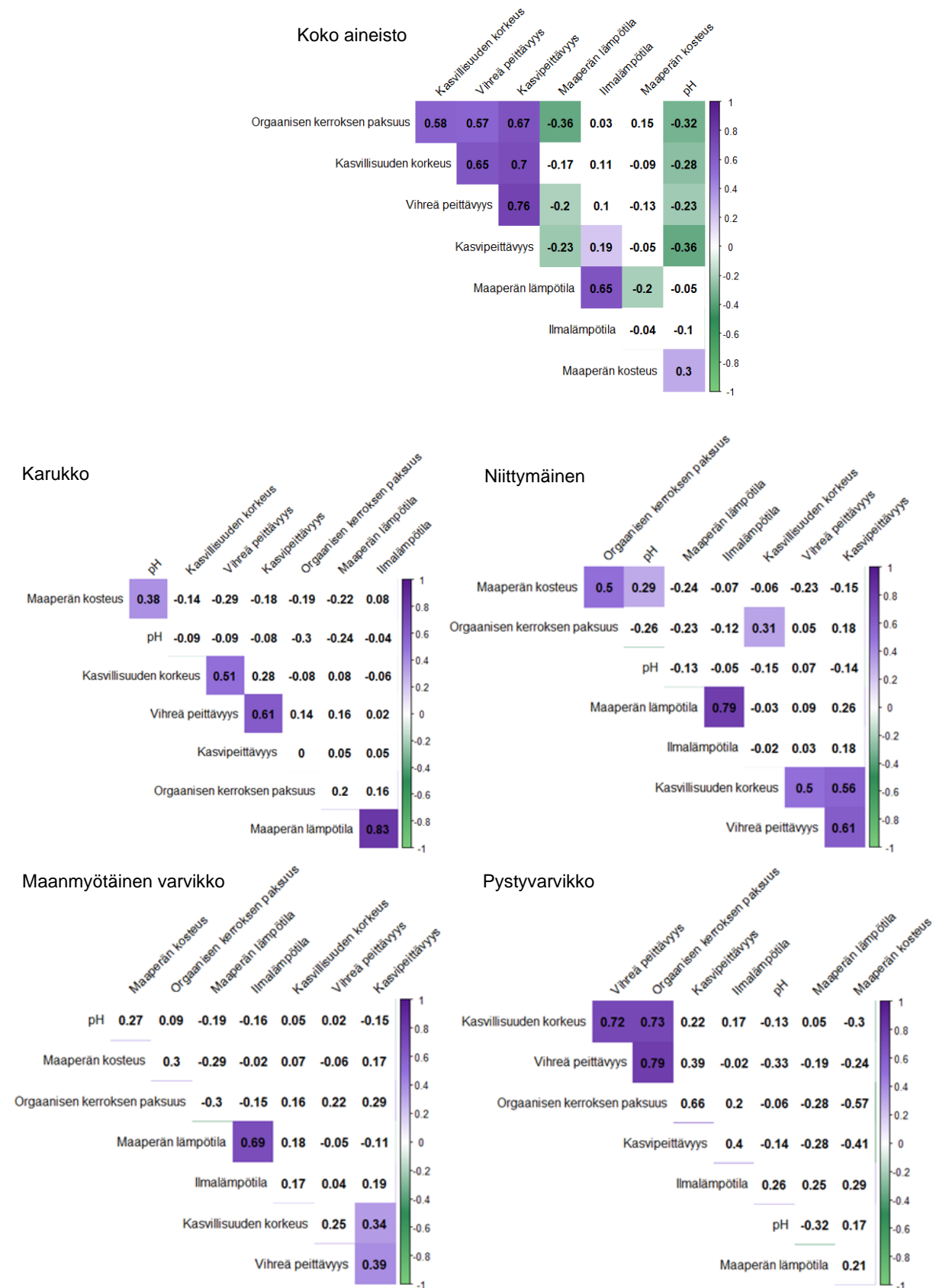
Liite 4. Kasvillisuustyyppien erot vihreän peittävyys, kasvipeittävyys, maaperän kosteuden, orgaanisen kerroksen paksuuden, pH:n ja voiden suhteen Welchin anovalla ja Games Howellin testillä. Käytössä on standardoidut vuoarvot. Kasvillisuustyyppien numerot: 1=karukko, 2=niittymäinen, 3=maanmyötäinen varvikko, 4=pystyvarvikko.

Welchin anova: Vihreä peittävyys					Welchin anova: Kasvipeittävyys					Welchin anova: Maaperän kosteus				
n	statistic	DFn	DFd	p	n	statistic	DFn	DFd	p	n	statistic	DFn	DFd	p
224	75.4	3	46.2	8.17e-18	224	428.0	3	53.7	1.85e-37	224	10.9	3	54.4	0.0000102
Games Howellin testi: Vihreä peittävyys					Games Howellin testi: Kasvipeittävyys					Games Howellin testi: Maaperän kosteus				
pair	estimaate	conflow	confhight	p.adj signif	pair	estimaate	conflow	confhight	p.adj signif	pair	estimaate	conflow	confhight	p.adj signif
1 - 2	9.03	6.10	12.0	3.10e-12 ****	1 - 2	18.5	13.9	23.2	0.000 ****	1 - 2	6.53	2.48	10.6	0.000279 ***
1 - 3	15.5	11.5	19.4	2.69e-10 ****	1 - 3	35.5	29.8	41.2	4.73e-10 ****	1 - 3	3.22	-1.11	7.55	0.218
1 - 4	33.0	23.8	42.3	1.13e-6 ****	1 - 4	77.7	71.3	84.1	1.03e-13 ****	1 - 4	-4.5	-10.3	1.29	0.165
2 - 3	6.43	1.96	10.9	2.00e-3 **	2 - 3	16.9	10.5	23.4	1.71e-9 ****	2 - 3	-3.32	-7.78	1.14	0.219
2 - 4	24.0	14.6	33.4	2.04e-5 ****	2 - 4	59.2	52.2	66.1	3.96e-14 ****	2 - 4	-11.0	-16.9	-5.16	0.00018 ***
3 - 4	17.6	7.97	27.2	4.24e-4 ***	3 - 4	42.2	34.7	49.8	0.000 ****	3 - 4	-7.72	-13.8	-1.69	0.009 **
Welchin anova: Orgaanisen kerroksen paksuus					Welchin anova: Maaperän pH					Welchin anova: GPP				
n	statistic	DFn	DFd	p	n	statistic	DFn	DFd	p	n	statistic	DFn	DFd	p
224	80.7	3	44.5	5.10e-18	224	17.6	3	48.3	0.0000000756	224	42.8	3	45.6	2.69e-13
Games Howellin testi: Org. paksuus					Games Howellin testi: Maaperän pH					Games Howellin testi: GPP				
pair	estimaate	conflow	confhight	p.adj signif	pair	estimaate	conflow	confhight	p.adj signif	pair	estimaate	conflow	confhight	p.adj signif
1 - 2	1.23	0.771	1.69	0.000 ****	1 - 2	-0.00922	-0.211	0.193	0.999	1 - 2	1.45	0.963	1.93	1.01e-11 ****
1 - 3	2.36	1.74	2.98	0.000 ****	1 - 3	-0.419	-0.596	-0.242	0.000 ****	1 - 3	1.71	1.11	2.32	6.75e-10 ****
1 - 4	6.27	4.57	7.97	0.000 ****	1 - 4	-0.573	-1.01	-0.135	0.009 **	1 - 4	6.14	3.55	8.72	8.39e-5 ****
2 - 3	1.13	0.400	1.86	0.000 ****	2 - 3	-0.410	-0.612	-0.207	0.000 ****	2 - 3	0.266	-0.405	0.937	7.31e-1
2 - 4	5.04	3.31	6.77	0.000 ****	2 - 4	-0.564	-1.01	-0.119	0.011 *	2 - 4	4.69	2.10	7.28	8.70e-4 ***
3 - 4	3.91	2.16	5.67	0.000 ****	3 - 4	-0.154	-0.592	0.283	0.736	3 - 4	4.42	1.82	7.02	1.00e-3 ***
Welchin anova: ER					Welchin anova: NEE									
n	statistic	DFn	DFd	p	n	statistic	DFn	DFd	p					
224	40.7	3	45.2	6.60e-13	224	17.5	3	45.9	0.000000104					
Games Howellin testi: ER					Games Howellin testi: NEE									
pair	estimaate	conflow	confhight	p.adj signif	pair	estimaate	conflow	confhight	p.adj signif					
1 - 2	18.5	13.9	23.2	0.000 ****	1 - 2	0.810	0.383	1.24	0.0000131 ****					
1 - 3	35.5	29.8	41.2	4.73e-10 ****	1 - 3	0.786	0.334	1.24	0.0000842 ****					
1 - 4	77.7	71.3	84.1	1.03e-13 ****	1 - 4	3.40	1.34	5.45	0.002 **					
2 - 3	16.9	10.5	23.4	1.71e-9 ****	2 - 3	-0.0236	-0.540	0.493	0.999					
2 - 4	59.2	52.2	66.1	3.96e-14 ****	2 - 4	2.59	0.521	4.65	0.014 *					
3 - 4	42.2	34.7	49.8	0.000 ****	3 - 4	2.61	0.542	4.68	0.013 *					

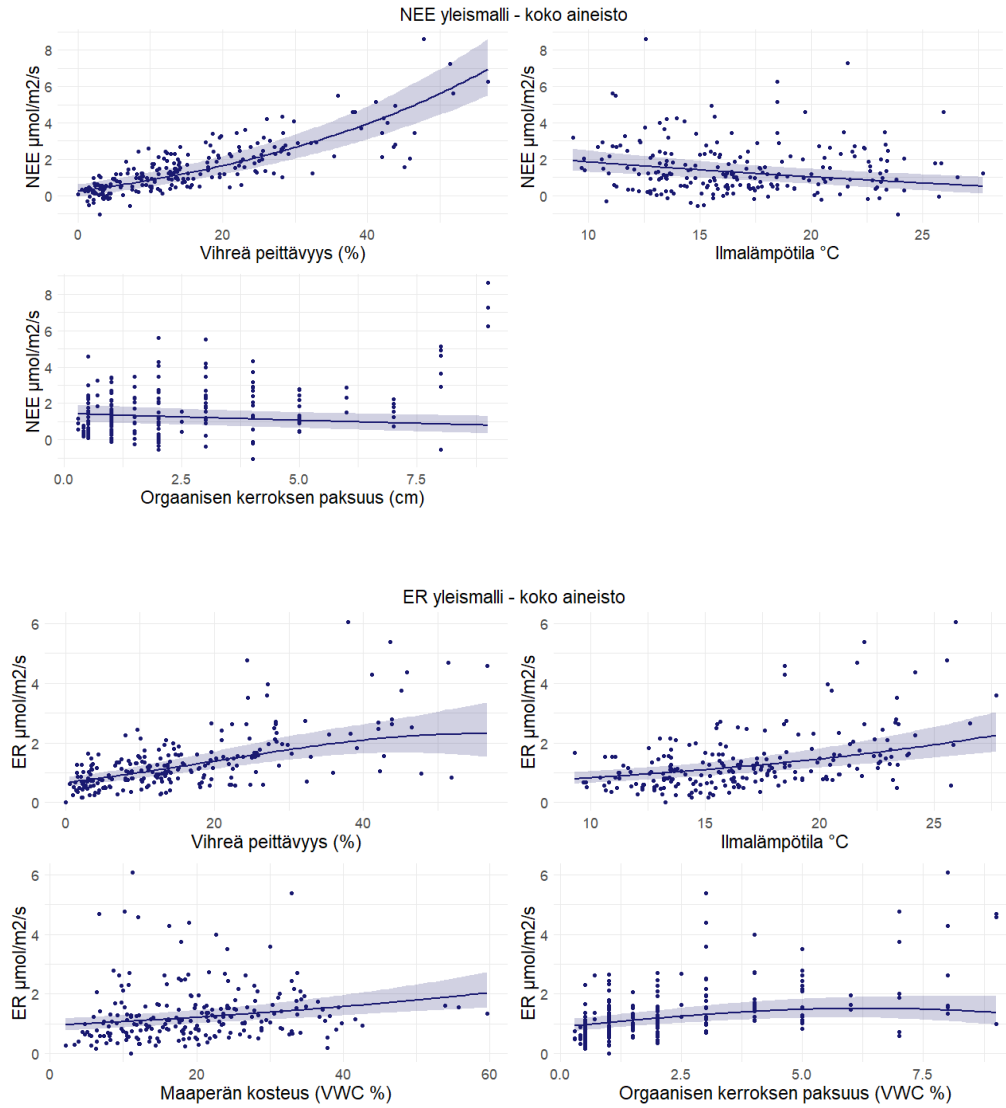
Liite 5. Kasvillistyyppien erot maaperän lämpötilan, ilmalämpötilan ja kasvillisuuden korkeuden suhteen yksisuuntaisella anovalla ja Tukeyn testillä. Kasvillisuustyyppien numerot: 1=karukko, 2=niittymäinen, 3=maanmyötäinen varvikko, 4=pystyvarvikko.

Anova: Maaperän lämpötila						Anova: Ilmalämpötila						Anova: Kasvillisuuden korkeus					
Effect	DFn	DFd	F	p	p<.05 ges	Effect	DFn	DFd	F	p	p<.05 ges	Effect	DFn	DFd	F	p	p<.05 ges
vegtype	3	220	9.242	8.78e-06	* 0.112	vegtype	3	220	1.635	0.182	0.022	vegtype	3	220	48.825	3.16e-2	* 0.4
Tukeyn testi: Maaperän lämpötila						Tukeyn testi: Ilmalämpötila						Tukeyn testi: Kasvillisuuden korkeus					
diff	lwr	upr	p adj			diff	lwr	upr	p adj			diff	lwr	upr	p adj		
2-1	-1.0497059	-2.136484	0.03707219	0.0626016		2-1	-0.2789090	-2.0179328	1.460115	0.9758294		2-1	1.114706	0.3320083	1.897403	0.0016187	
3-1	-1.4311692	-2.576763	-0.28557500	0.0076353		3-1	0.6677064	-1.1654328	2.500846	0.7817172		3-1	2.279851	1.4547939	3.104908	0.0000000	
4-1	-3.8788889	-5.917066	-1.84071161	0.0000097		4-1	2.0551840	-1.2062352	5.316603	0.3631861		4-1	6.358333	4.8904381	7.826229	0.0000000	
3-2	-0.3814633	-1.434435	0.67150888	0.7845133		3-2	0.9466154	-0.7383134	2.631544	0.4669516		3-2	1.165145	0.4067944	1.923495	0.0005449	
4-2	-2.8291830	-4.816777	-0.84158873	0.0016304		4-2	2.3340930	-0.8463851	5.514571	0.2310945		4-2	5.243627	3.8121621	6.675093	0.0000000	
4-3	-2.4477197	-4.468074	-0.42736571	0.0104143		4-3	1.3874776	-1.8454215	4.620377	0.6831280		4-3	4.078483	2.6234237	5.533541	0.0000000	

Liite 6. Selittävien muuttujien korrelaatio (Pearson) koko aineistossa ja kasvillisuustyypeittäin. Värjätyt korrelaatiot ovat tilastollisesti merkitseviä vähintään 0,01-tasolla.



Liite 7. Monimuuttujaisten yleismallien vasteet koko aineistolle, kun mallien muut selittävät muuttujat on asetettu niiden keskiarvoon. Yksimuuttujainen GPP:n yleismalli on visualisoituna tulososiossa muuttujakohtaisten mallien yhteydessä (Kuva 10).

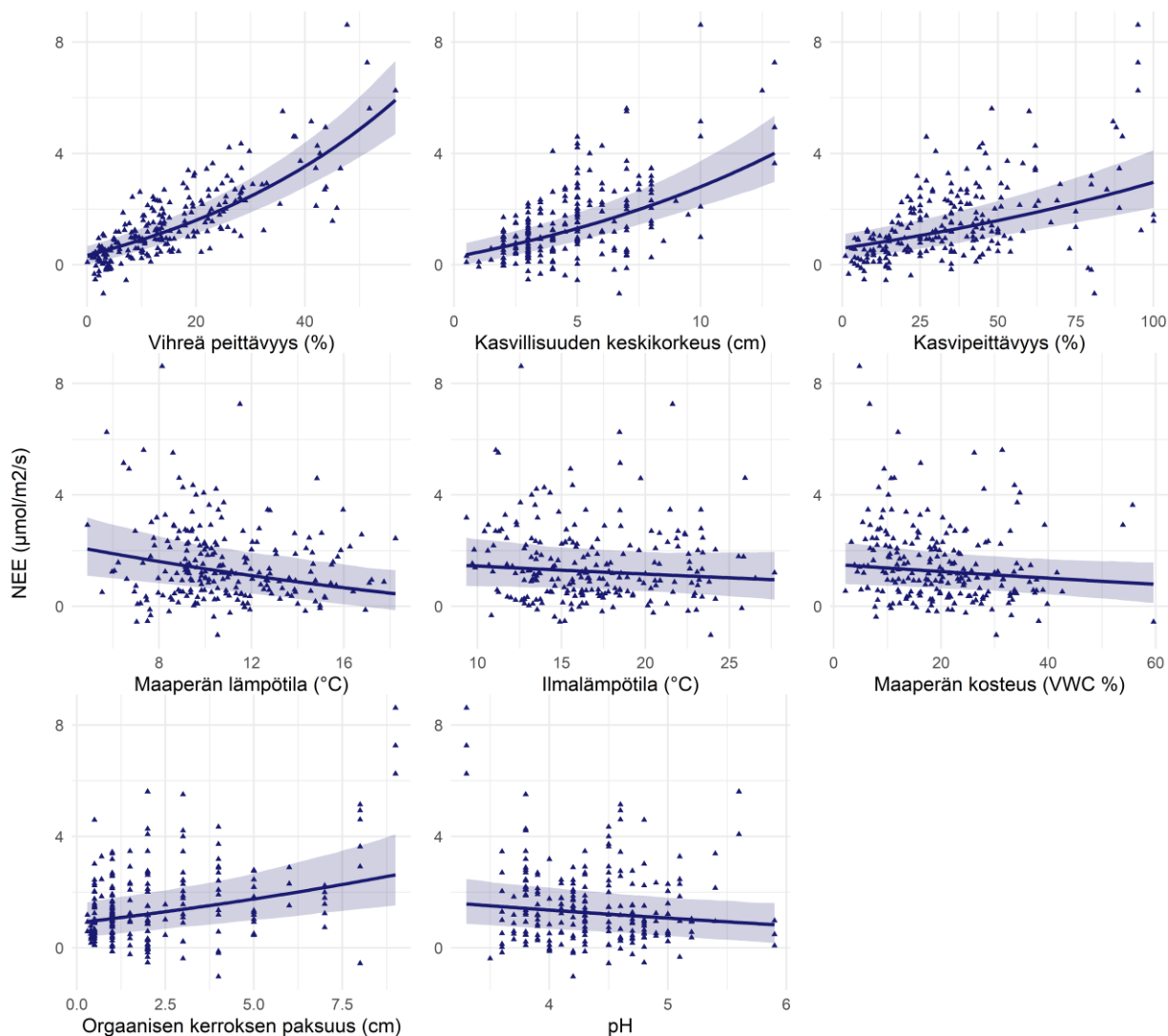


Liite 8. Muuttujakohtaisten mallien ja muuttujaryhmäkohtaisten mikroilmasto-, kasvillisuus- ja maaperämallien marginaalinen eli selittävien muuttujien selityskyky ( $R2_m$ ) ja kokonaisselityskyky ( $R2_c$ ) ilmoitettuna taulukossa muodossa  $R2_m / R2_c$ . Harmaalla värjättyjen solujen muuttuja on mukana muuttujaryhmäkohtaisessa mallissa, jonka selityskyky on esitetty muuttujaryhmään kuuluvien muuttujien alla omalla rivillä. Mallit on sovitettu erikseen koko aineistolle (Koko) ja kasvillisuustyypeittäin (1=karukko, 2=niittymäinen, 3=maanmyötäinen varvikko, 4=pystyvarvikko). Yhdysvaikutukselle (:) ei ole ilmoitettu muuttujakohtaisten mallien tavoin selityskykyä, koska yhdysvaikutuksia on testattu vain muuttujaryhmäkohtaisissa malleissa. Merkinnot: + = Sekamuuttujan/sekamuuttujien suhteen ei varianssia, ++ =vastemuuttuja logaritimuunnettu, +++ = muuttujaryhmäkohtaisessa mallissa selittävien muuttujien arvot keskitetty.

	GPP					ER					NEE				
	Koko ++	1	2	3	4	Koko +++	1	2	3	4	Koko	1	2	3	4
<b>Mikroilmasto- muuttujat</b>															
Maaperän lämpötila	0,10/ 0,58	0,06 /0,29	0,03/ 0,49	0,05/ 0,59	0,08/ 0,08+	0,07/ 0,58	0,34/ 0,44	0,13/ 0,50	0,07/ 0,61	0,05/ 0,88+	0,06/ 0,52	0,00/ 0,39	0,00/ 0,54	0,02/ 0,64	0,01/ 0,13+
Ilmalämpötila	0,03/ 0,41	0,00/ 0,31	0,01/ 0,50	0,03/ 0,51	0,12/ 0,24+	0,27/ 0,49	0,28/ 0,32	0,46/ 0,65+	0,24/ 0,50	0,68/ 0,68+	0,01/ 0,44	0,06/ 0,47	0,02/ 0,54	0,02/ 0,60	0,02/ 0,12+
Maaperän kosteus	0,00/ 0,41	0,00/ 0,31	0,00/ 0,52	0,02/ 0,52	0,08/ 0,36+	0,06/ 0,46	0,02/ 0,36	0,04/ 0,59	0,05/ 0,44	0,02/ 0,84	0,01/ 0,42	0,01/ 0,31	0,00/ 0,52	0,00/ 0,62	0,14/ 0,37+
Maaperän lämpötila : kosteus															
Mikroilmastomalli	0,10/ 0,58	0,06/ 0,29	0,03/ 0,49	0,05/ 0,59	0,12/ 0,24+	0,31/ 0,51+	0,52/ 0,52+	0,46/ 0,65+	0,24/ 0,50	0,68/ 0,68+	0,06/ 0,52	0,06/ 0,47	0,02/ 0,54	0,02/ 0,64	0,14/ 0,37+
<b>Kasvillisuus- muuttujat</b>															
Vihreä peittävyys	0,77/ 0,81	0,72/ 0,79	0,66/ 0,78	0,77/ 0,84	0,45/ 0,69+	0,36/ 0,67	0,09/ 0,50	0,11/ 0,61	0,36/ 0,71	0,03/ 0,85	0,56/ 0,70	0,72/ 0,72+	0,59/ 0,80	0,58/ 0,79	0,47/ 0,62
Kasvillisuuden korkeus	0,36/ 0,64	0,32/ 0,53	0,13/ 0,54	0,08/ 0,52+	0,59/ 0,65	0,23/ 0,67	0,08/ 0,51+	0,06/ 0,60	0,07/ 0,47	0,07/ 0,88	0,23/ 0,54	0,35/ 0,55+	0,09/ 0,54	0,03/ 0,62	0,44/ 0,63+
Kasvipeittävyys	0,38/ 0,60	0,32/ 0,58	0,27/ 0,61	0,22/ 0,83	0,01/ 0,01+	0,34/ 0,70	0,04/ 0,43	0,09/ 0,59	0,26/ 0,78	0,00/ 0,79	0,17/ 0,49	0,32/ 0,56	0,22/ 0,63	0,10/ 0,78	0,02/ 0,26+
Kasvillisuusmalli	0,77/ 0,81	0,72/ 0,79	0,66/ 0,78	0,77/ 0,84	0,59/ 0,65	0,34/ 0,70	0,09/ 0,50	0,11/ 0,61	0,36/ 0,71	0,07/ 0,88	0,56/ 0,70	0,72/ 0,72+	0,59/ 0,80	0,58/ 0,79	0,44/ 0,63+
<b>Maaperä- muuttujat</b>															
Orgaanisen kerroksen paksuus	0,20/ 0,51	0,00/ 0,33	0,01/ 0,51	0,01/ 0,46	0,40/ 0,74	0,30/ 0,62	0,01/ 0,36	0,04/ 0,60	0,08/ 0,46	0,04/ 0,83+	0,08/ 0,46	0,01/ 0,40	0,00/ 0,46	0,01/ 0,63	0,40/ 0,85+
pH	0,04/ 0,44	0,12/ 0,55	0,01/ 0,51	0,02/ 0,55	0,05/ 0,05+	0,06/ 0,44	0,07/ 0,42	0,05/ 0,60	0,01/ 0,48	0,03/ 0,82	0,01/ 0,45	0,05/ 0,47	0,00/ 0,53	0,01/ 0,64	0,17/ 0,17+
Maaperämalli	0,20/ 0,51	0,12/ 0,55	0,01/ 0,51	0,02/ 0,55	0,35/ 0,99	0,30/ 0,62	0,07/ 0,42	0,05/ 0,60	0,08/ 0,46	0,04/ 0,83+	0,08/ 0,46	0,05/ 0,47	0,00/ 0,53	0,01/ 0,64	0,31/ 0,99+



Liite 9. Kasvillisuus- mikroilmasto- ja maaperämuuttujien vasteet nettoekosysteemivaihtoon (NEE) muuttujakohtaisissa malleissa koko aineistossa. Negatiivinen NEE-arvo viittaa hiilidioksidin nettolähteeseen ekosysteemistä ilmakehään. Mallinnustulokset on muunnettu takaisin alkuperäiseen yksikköön logaritmimuunnetuista. Orgaanisen kerroksen paksuuden NEE-vaste on yleismallissa negatiivinen. Muuten muuttujakohtaisten mallien vasteiden suunta ja voimakkuus eivät selvästi poikkea yleismalleissa havaituista.



Liite 10. Monimuuttujaisten yleismallien vasteet voihin kasvillisuustyypeittäin, kun muut selittävät muuttujat on asetettu niiden keskiarvoon. Yksimuuttujaisten yleismallien (GPP kaikkissa kasvillisuustyypeissä, ER pystyvarvikossa, NEE niittymäisessä) vasteet on esitettyinä muuttujakohtaisia vasteita esittävissä kuvaajissa tulososiossa (Kuvat 11-13). Karukon yleismalleissa selittävät muuttujat on keskitetty.

